

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Глущенко В.И.
Леонтьев Д.В.
Акулов А.Ю.

СЛИЗЕВИКИ



УЧЕБНОЕ
ПОСОБИЕ

для студентов
биологических специальностей

The Slime Molds

by V.I.Glušchenko
D.V.Leontyev
A.Yu.Akulov

Харьков, ХНУ
2002

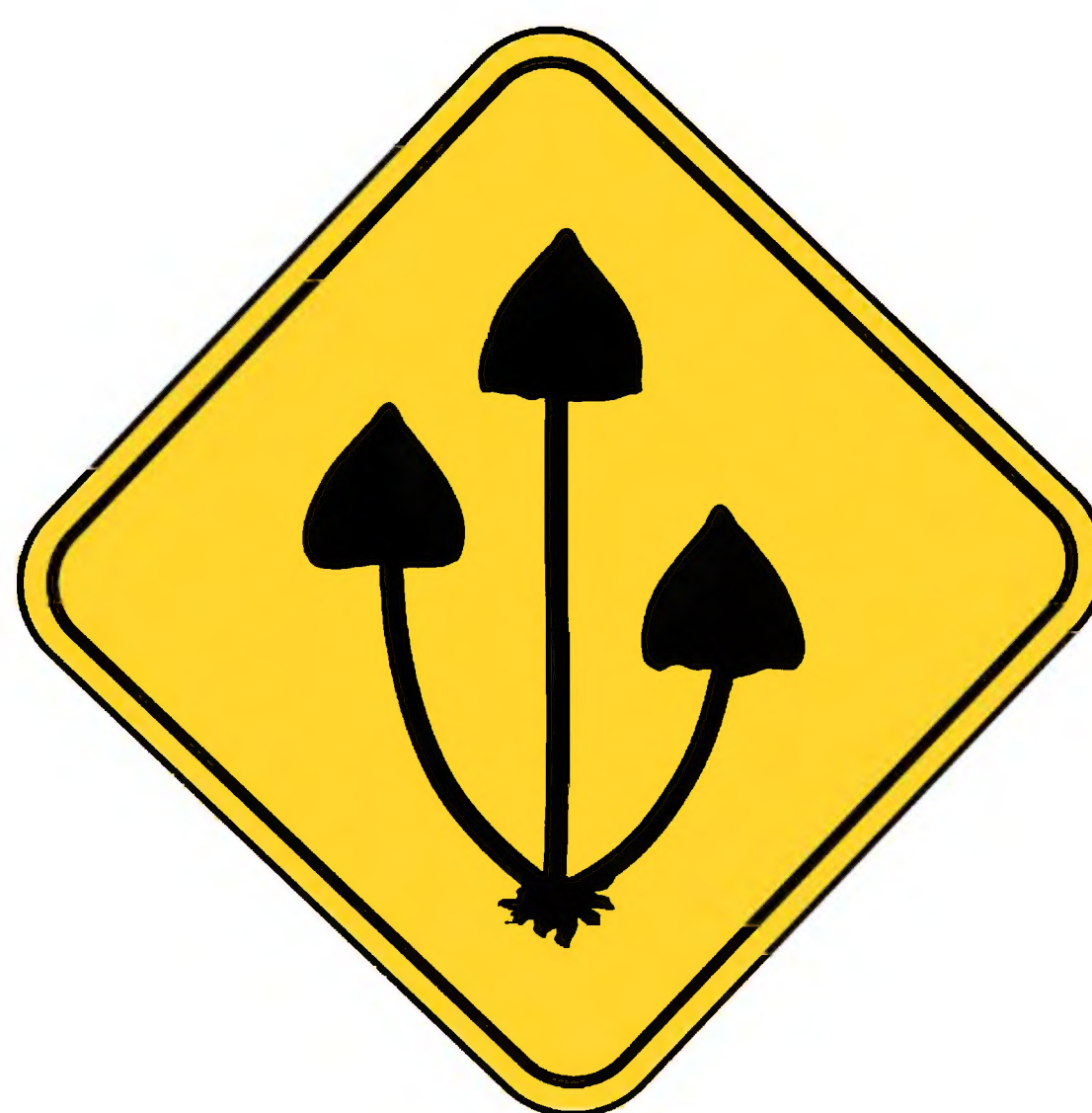


**Харьковский национальный университет
им. В.Н.Каразина
Биологический факультет
Кафедра микологии и фитоиммунологии**

ГЛУЩЕНКО В.И.
ЛЕОНТЬЕВ Д.В.
АКУЛОВ А.Ю.

СЛИЗЕВИКИ

Учебное пособие



МИКОЛОГИЯ

vk.com/nizshrast

**Харьков
ХНУ, 2002**

ББК 28
Г 55
УДК 581.24

**Утверждено на заседании ученого совета
биологического факультета Харьковского
национального университета им. В. Н. Каразина
(протокол №03 от 15.03.2002)**

Рецензенты:

профессор кафедры ботаники НФАУ, д-р фармац. наук А.Г.Сербин
доцент кафедры ботаники НФАУ, канд.фармац. наук Л.М.Серая

Печатается в авторской редакции

ISBN 966-623-107-7

© ХНУ, 2002
© Глущенко В.И., Леонтьев Д.В.,
Акулов А.Ю., 2002

Glustchenko V.I., Leontyev D.V., Akulov A.Yu.

The Slime Molds (handbook) - Kharkov: Univ. Press, 2002. - 135p.

ABSTRACT

The Slime Molds (Mycetozoa) are the peculiar Fungi-like organisms, widely distributed in various ecosystems from Arctic to Deserts, but unfortunately unknown for most of the people. The diversity of the Slime Molds is really tremendous, their importance in nature is beyond any doubt, but an educational manuals devoted to this group are rare until now.

The aim of this manual is to summarize a main facts about Slime Molds morphology, life cycle, ecology and taxonomy in the logical educational course. The Slime Molds are considered here not as the taxon, but as the ecomorpha – a form of life strategy, arises independently from different phylogenetic branches. There are only 4 main phyla (Dictiostelids, Myxomycetes, Plasmodiophorids & Acrasids s.s.) and some little taxa incertae sedis (Planoprotostelids, Copromyxids, Fomticulids etc.), included in the Mycetozoa in this book. Variety of other representatives of the Slime Molds ecomorpha (Myxobacteria, Myxozoa, sorogenic Ciliophora etc.) are not considered here because of their traditional studying in other university courses. From the other hand, there are some taxa, included in the consideration, but not belonging to Slime Molds ecomorpha, namely the phylogenetic relatives of some Mycetozoans (Cercomonads, *Rosculus* etc.)

Classification of the Mycetozoa, given in the book, is based on the “phylema” (phylogenetic classification of organisms) created by O.G.Kusakin & A.L.Drozdov in 1997. According to the “phylema”, there are 13 kingdoms of Eucariota, from which only two contains “tradicional” Slime Molds: Myxobiontes (includes Dictiostelids, Myxomycetes and probably Plasmodiophorids) and Euglenobiontes (includes Acrasids s.s.). The nomenclature principles, used in the manual, are established by Ya.I.Starobogatov in 1986 as “the system of independent taxa names endings”, rejected the “Plants-Fungi-Animals” paradigm in nomenclature. In the manual some taxonomic innovations are done, explained not by fundamentally new taxonomic ideas, but only by the striving for the logic in Mycetozoa classification.

The book is supported by 27 drawings and 79 photos, made by the second author, Dmitry V. Leontyev. All design of the book is done by him too.

KEY WORDS: Mycetozoa, morphology, life cycle, ecology, taxonomy, diversity.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы рады выразить благодарность уважаемым коллегам, без любезной помощи которых написание этой книги было бы невозможным:

Олегу Григорьевичу Кусакину, академику РАН и РАЕН (Институт биологии дальневосточных морей, Владивосток, Россия) за неоценимое содействие в написании раздела «Плазмодиофоровые слизевики», а также за вдохновение и поддержку, которые были нам так необходимы.

Юрию Капитоновичу Новожилову, доктору биологических наук (Ботанический институт им. В.Л. Комарова, Санкт-Петербург, Россия) за право ознакомиться с рукописью ныне опубликованной главы в энциклопедии «Протисты», которая послужила образцом для разделов «Диктиостелиевые слизевики», «Протостелиевые слизевики» и «Миксогастровые слизевики».

Хиромицу Хагиваре, профессору (Национальный научный музей, Токио, Япония) за огромную помощь в поиске необходимых литературных источников, а также за любезное внимание, проявленное к нашим просьбам.

Эдуардо М. Ваделлю, доктору (Университет Буэнос-Айреса, Аргентина) за консультативную помощь в вопросах систематики и культивирования диктиостелиевых и протостелиевых слизевиков.

Уно Элиассону, профессору (Ботанический институт Гётеборгского университета, Швеция) за содействие в поиске литературных источников к разделу «Диктиостелиевые слизевики» и «Аказиновые слизевики».

ACKNOWLEDGEMENTS

Authors with the greatest pleasure are tendering a sincere thanks to all colleagues, who rendered assistance in creating of this book. Without your kindly help our manual would never be done. Especially we appreciate to:

Academician Oleg G. Kusakin (Institute of Oriental Seas Biology, Vladivostok, Russia), for extensive help in making of the Plasmodiophorids chapter, as well as for a moral support, with was so necessary for us.

Dr. Yury K. Novozhilov (Komarov's Institute of Botany, St-Petersburg, Russia), who kindly familiarized us with manuscript of his monograph, which become a basis for Dictiostelids, Protostelids and Myxogastriids chapters.

Professor Hiromitsu Hagivara (National Science Museum, Tokyo, Japan), for wonderful gift of excellent books and articles, rendered us an invaluable assistance.

Dr. Eduardo M. Vadell (University of Buenos-Aires, Argentina), for consultations on the problems of Protostelids and Acrasids taxonomy and cultivation, as well as for establishing of friendly relations with a colaberation perspective.

Professor Uno Eliasson (Goteborg University, Sweden), for kind helps in search of literature on Cellular Slime Molds and for courteous consideration for our requests.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЛИЗЕВИКОВ

С чего начать рассказ о
слизевиках, когда большинство
людей даже не знают об их
существовании?

Хиромицу Хагивара

Слизевики (Mycetozoa, Slime Molds) – необычные живые существа. Их образ жизни уникален и не имеет аналогов в природе, а строение удивительно изящно и совершенно. Разнообразие слизевиков поистине огромно, особенно для такой немногочисленной (около 1000 видов) группы, – их размеры колеблются от микрометров до десятков сантиметров, а уровень организации – от единичных клеток до сложнейших макроскопических структур, причем иногда у одного и того же вида.

Хотя большинство людей даже не знают об их существовании, слизевики широко распространены по всему Земному Шару, встречаются на всех континентах и практически во всех природных зонах – от тундры до пустынь. Более того, крупнейшие представители группы были издавна известны многим народам Земли. Однако длительное время сама природа слизевиков оставалась неясной, а их положение в системе органического мира – дискуссионным. Даже сейчас некоторые виды этих организмов настолько малоизученны, что ученые не располагают их достоверными изображениями.

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЛИЗЕВИКОВ

Слизевики – не класс, не тип и не царство живой природы. Это – экоморфа (жизненная форма), объединяющая множество неродственных организмов, ведущих сходный образ жизни. Главной особенностью этой экоморфы, отличающей её от всех остальных (растений, животных, грибов и др.), является своеобразный жизненный цикл (рис. 1). Он совмещает стадии, характерные для животных и грибов (как жизненных форм), и, кроме того, включает специфические, ни у кого более не известные стадии.

Развитие слизевиков¹ начинается с прорастания споры, из которой выходит одноклеточный и обычно одноядерный организм – *одноклеточная особь* (рис. 1.1-2). Освободившись от споровой оболочки, она ведет образ жизни, характерный для экоморфы

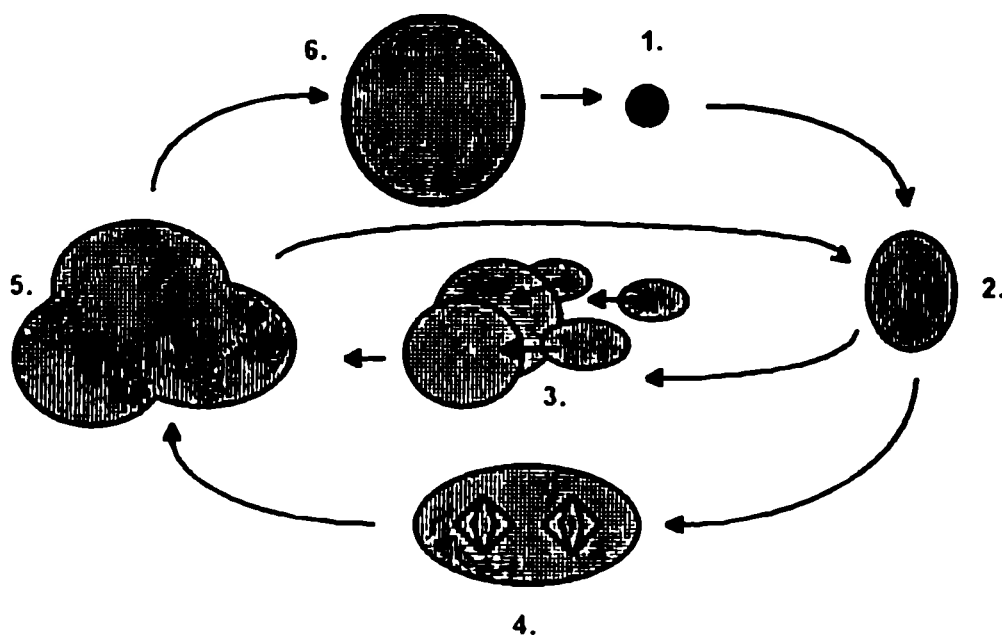


Рис.1.Обобщенный жизненный цикл слизевиков (ориг.).

1–спора, 2–одноклеточная особь, 3–слияние одноклеточных особей, 4–множественное деление ядра, 5–надклеточная структура, 6–плодовое тело или масса спор;

¹ Жизненный цикл слизевиков будет детально рассмотрен в соответствующем разделе. Здесь же мы приводим лишь его краткий обзор.

“простейших животных” – питаются путем заглатывания пищевых частиц и/или всасывания питательных веществ всей поверхностью тела. Однако вскоре, по различным причинам, одноклеточные особи начинают группироваться в огромные (до десятков сантиметров) скопления (рис.1.3), либо просто разрастаются до столь же значительных размеров, многократно увеличивая число ядер (рис.1.4). Так образуются **надклеточные агрегаты** – уникальные структуры, практически неизвестные у других живых организмов (рис.1.5). Надклеточные агрегаты обычно представляют собой слизистую массу неопределенной формы. Наблюдение в природе этих слизистых масс и привело к появлению названия “слизевики”.

Надклеточные агрегаты некоторое время ведут себя как самостоятельные организмы. Иногда они могут перемещаться на значительные расстояния и даже различным образом питаться. Однако вскоре, выбрав подходящее место, агрегаты приступают к образованию спор. Этот процесс у слизевиков очень напоминает спорообразование у грибов. Более того, у большинства слизевиков споры образуются в специальных споровместилищах, именуемых **плодовыми телами** (рис.1.6), которые по своему строению (но, конечно, не по происхождению) часто похожи на плодовые тела настоящих грибов. Собственно, поэтому слизевики длительное время рассматривались как представители грибов, и до сих пор, как правило, изучаются в курсах микологии.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СЛИЗЕВИКОВ

Как отмечалось выше, крупнейшие представители слизевиков были издавна известны многим народам мира. В большинстве случаев они рассматривались как необычные грибы или загадочные неживые объекты, и получали соответствующие названия. Так, *Fuligo septica* в Германии называли «ведьмино масло», в Греции - «пепел», в Англии - «цветок коры дуба», *Lycogala epidendrum* в Европе именовалась «волчье вымя», *Reticularia lycoperdon* в Мексике - «испращение Луны», *Mucilago crustacea* в России - «белая пеночка», виды *Stemonitis* - «волосы» или «страусиное перо», и т.п. •

Первое научное описание слизевика видимо было составлено английским натуралистом Дж.Рэем (Ray), который в 1682г. описал *Lycogala epidendrum* как «*Mucor coccineus*» - «ярко-красный мукор». В течение XVIII в. П.А.Микели (Micheli, 1729), Г.А.Баттара (Battara, 1755), А. фон Галлер (von Haller, 1768) и др. описали наиболее заметные виды слизевиков, не объединяя их в сколько-нибудь очерченную группу и не анализируя их систематического положения.

Плодовые тела макроскопических слизевиков, как правило, внешне напоминают грибы-дождевики. Неудивительно поэтому, что в первой развернутой системе грибов, опубликованной в 1801г. К.А.Персоном (Persoon) слизевики были отнесены к классу гастеромицетов.

В 1829г. Э.М.Фриз (Fries), изучив строение плодовых тел множества слизевиков, создал для них в пределах гастеромицетов особое «подсемейство» Мухогастерес («слизистые дождевики»). Через несколько лет Г.Ф.Линк (Link, 1833) предложил выделить слизевиков в самостоятельное «семейство» Мухомусцетес («слизистые грибы»), отделив их таким образом от дождевиков.

В 50-е годы XIXв. слизевики привлекли внимание выдающегося миколога А. де Бари (de Bary). Он решил выяснить происхождение «слизистых масс» (в современных терминах — надклеточных агрегатов) и исследовать полный жизненный цикл слизевиков. Проращивая их споры в лаборатории, де Бари обнаружил, что они прорастают не мицелием (как споры грибов), а амебоидными или жгутиконосными клетками, способными к активному движению и фаготрофному питанию. В 1869 г. русский ученый Л.С.Ценковский повторил опыты де Бари и наблюдал слияние одноклеточных особей в крупный агрегат. Этот агрегат Ценковский назвал «плазмодием».

На основании этих опытов, в 1887 г. де Бари выступил с утверждением, что между грибами и слизевиками существует лишь внешнее сходство. Он доказывал, что слизевики родственны отнюдь не грибам, а амебоидным простейшим. и отнёс их к царству животных. Де Бари предложил для слизевиков новое название

Mycetozoa (грибы-животные), которое и сейчас является единственным корректным латинским наименованием этой группы.

Точка зрения де Бари на положение слизевиков в системе органического мира не была принята широкой научной общественностью. Вплоть до недавнего времени большинство авторов рассматривали их в составе царства грибов. Лишь в 1970-90 гг. усилиями К.Джеффри (Jeffrey, 1971), Д.Петтерсона (Patterson, 1994), Т.Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1981-2001) и др. утвердились представления об обособленности слизевиков от настоящих грибов и о полифилетичности этой группы.

Изучение природы и систематического положения слизевиков длительное время проводилось на примере единственной группы этих организмов - *миксогастрид*. Лишь со второй половины XIX в. стали появляться сведения о других группах слизевиков. В 1869 г. О.Бреффельд (Brefeld, 1869) описал первого представителя *диктиостелид*, *Dictyostelium mucoroides*. В 1874 г. А. де Бари впервые изучил *эхиностелид* на примере *Echinostelium minutum*. Далее, в 1880 г. Ф. ван Тигейм (van Teighem) открыл первую *акразиду* - *Acrasis granulata*. В 1885 г. В.Файод (Fayod) описал *копромиксиду*, позднее названную *Copromyxa protea*. Наконец, в 1887 г. русский ученый М.С.Воронин описал первого представителя *плазмодиофоровых слизевиков* - *Plasmodiophora brassicae*.

После значительного перерыва в глубоких исследованиях слизевиков, в 60-е годы XX в. американский учёный Л.С.Олайв (Olive, 1960, 1967) впервые описал микроскопических *протостелид* и разработал их классификацию. В 1973 г. К.Б.Рэпер (Raper), при участии Л.С.Олайва, показал отличия диктиостелид от акразид и разделил их на две самостоятельные группы. Последним значительным открытием в области описания новых групп слизевиков стало обнаружение А.К.Уорли с соавторами (Worley et al., 1979) первого и пока единственного представителя *фонтикулд* - *Fonticula alba*.

Проведенные в 60-80 гг. XX в исследования разнообразия слизевиков, их жизненного цикла, биохимии, цитологии и

ультраструктуры, позволили прояснить вопросы внутренней систематики и филогении группы. В создание современной системы слизевиков наибольший вклад внесли Дж.В.Мартин (Martin), К.Д.Алексопулос (Alexopoulos), К.Б.Рэпер (Raper), Л.С.Олайв (Olive j.), и Н.Э.Нанненга-Бремекамп (Nannenga-Bremecamp).

Еще де Бари показал, что многие виды слизевиков легко культивируются в лабораторных условиях и проходят все этапы жизненного цикла за несколько дней. Поэтому в ряде исследований последних десятилетий слизевики выступали в качестве модельных объектов. В частности, культуры слизевиков позволили получить важные сведения об функционировании кальций-кальмодулинового и цАМФ-опосредованного межклеточного взаимодействия. Гигантские многоядерные плазмодии слизевиков привлекли внимание генетиков, цитологов и биохимиков. Их изучение позволило пролить свет на функционирование цитоскелета, эволюцию полового процесса, соподчинение ядер в многоядерных клетках и многие другие вопросы. Можно смело заявить, что наряду с мышью, дрозофилой и арабидопсисом, слизевики являются одним из наиболее удобных модельных объектов биологии.

БИОЛОГИЯ СЛИЗЕВИКОВ

В жизненном цикле слизевиков выделяют две стадии: *трофическую* (вегетативную) и *расселительную* (генеративную). На трофической стадии происходит рост организма, накопление биомассы и вегетативное размножение, преимущественно путем бинарного деления клеток. На расселительной стадии осуществляется бесполое размножение и распространение с помощью спор.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТАДИЯ

В жизненном цикле слизевиков трофическая стадия представлена:

- *одноклеточными особями;*
- *надклеточными структурами.*

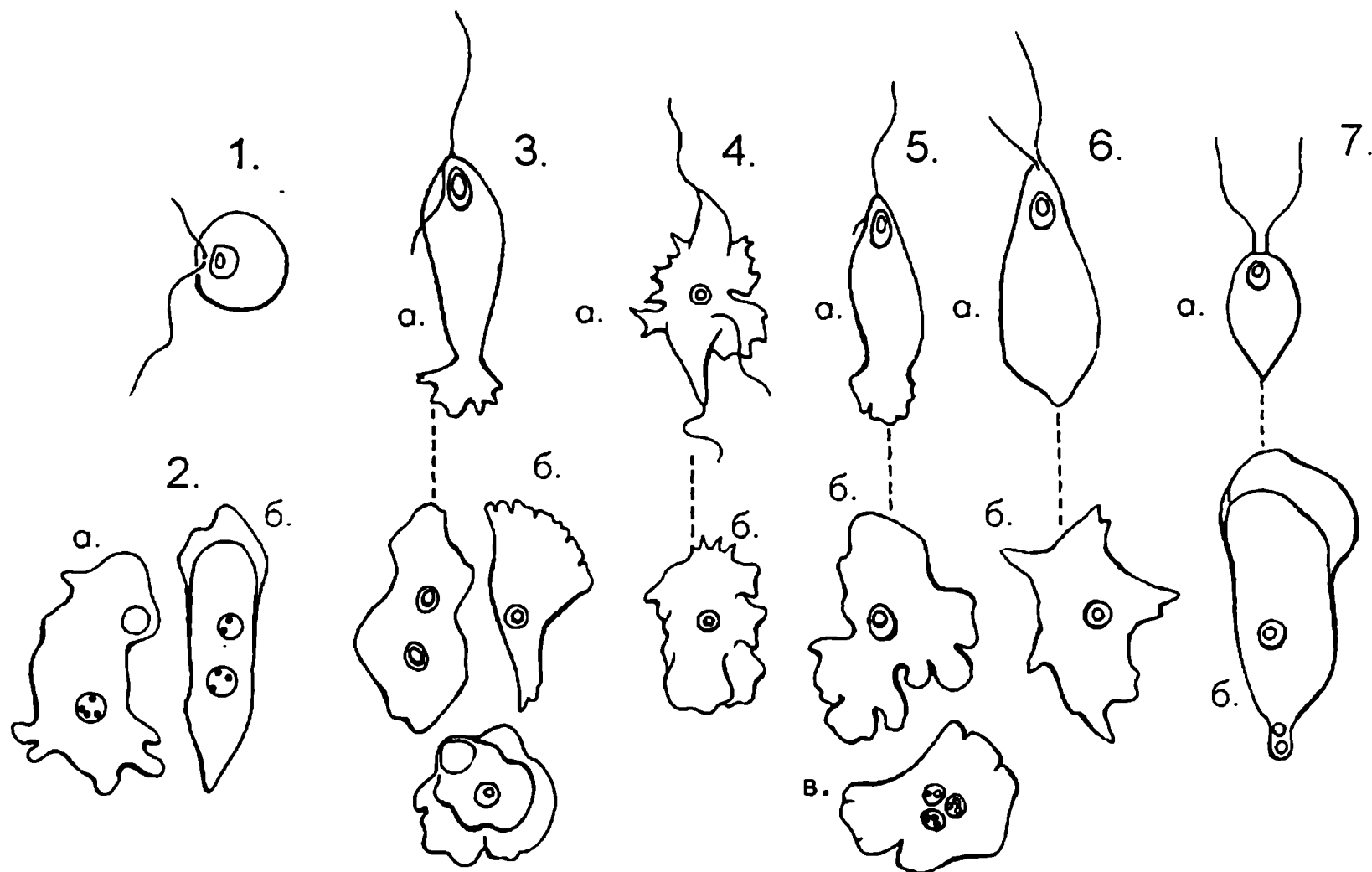


Рис.2.Одноклеточные стадии слизевиков (по Spiegel et al., 1986).

1–жгутиконосная клетка плазмодиофорид, 2–миксамебы диктиостелид (а–на вегетативной стадии, б–на стадии преагрегации), 3–одноклеточные стадии протостелид (а–жгутиконосная клетка, б–миксамебы), 4–одноклеточные стадии Planoprotosteliaceae (а–жгутиконосная клетка, б–миксамеба), 5–одноклеточные стадии эхиностелид (а–жгутиконосная клетка, б–миксамеба представителей отряда эхиностелиеформных, в–миксамеба представителей отряда эхиностелиопсидных), 6–одноклеточные стадии миксогастрид (а–жгутиконосная клетка, б–миксамеба), 7–одноклеточные стадии акразид (а–жгутиконосная клетка, б–миксамеба);

Одноклеточные особи представляют собой первый этап трофической стадии слизевиков (рис.2). Они условно разделяются на три типа:

- *амебоидные клетки;*
- *жгутиконосные клетки;*
- *мастигамебы.*

Амебоидные клетки - наиболее распространенный тип одноклеточных особей слизевиков. Они в основном одноядерны, имеют микроскопические размеры, передвигаются с помощью псевдоподий и осуществляют фаготрофное питание. Амебоидные клетки слизевиков принято называть *миксамебами*. Внешне они часто неотличимы от амебоидных простейших.

Жгутиконосные или **флагеллятные клетки** присутствуют в жизненном цикле многих слизевиков. Они часто образуются из миксамеб при повышении влажности субстрата.

Мастигамебы или **амёбофлагеллятные клетки** образуют как жгутики, так и псевдоподии. Они являются переходной формой между миксамебами и жгутиковыми клетками.

Как правило, жгутиковые клетки, миксамебы и мастигамебы способны к взаимным превращениям. Эти превращения регулируются с участием ионов Ca^{2+} .

Надклеточные структуры имеют различное строение и происхождение. Они образуются из одиночных клеток и составляют второй этап трофической стадии жизненного цикла слизевиков. Известно два основных типа межклеточных агрегатов:

- *плазмодии;*
- *псевдоплазмодии.*

Плазмодий - наиболее характерный для слизевиков тип вегетативного тела (см. рис.9 и 25.1.а). Он представляет собой гигантскую многоядерную клетку амебоидной морфологии и образуется из миксамеб и жгутиковых клеток в ходе их развития.

Пути образования плазмодия различны. Он формируется либо в результате множественных делений ядра амeboидной клетки, либо при слиянии отдельных амeboидных особей.

Псевдоплазмодий представляет собой сообщество амeboидных клеток, не теряющих своей индивидуальности (см. рис. 17.6 и 26.4). Он образуется в результате **агрегации** - тесного сближения отдельных амeboидных особей с их объединением в единый организм. Псевдоплазмодий структурно подобен колонии или даже многоклеточному организму, но принципиально отличается от них тем, что не образуется путем деления одной материнской клетки, а объединяет особей различного происхождения.

На протяжении трофической стадии, амeboидные и флаголлатные клетки слизевиков образуют плазмодии и псевдоплазмодии. Последние, продолжая питаться, достигают иногда значительных размеров, после чего переходят к расселительной стадии жизненного цикла, распадаясь на отдельные клетки - **споры**.

РАССЕЛИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ

Процесс образования спор у слизевиков называют **споруляцией**. Споры у слизевиков могут образовываться из различных вегетативных структур:

- из одиночной амeboидной клетки (характерно для *протостелид*);
- из плазмодия (характерно для *миксогастрид* и *плазмодиофорид*);
- из отдельных сегментов плазмодия (характерно для *миксогастрид*, *протостелид* и *плазмодиофорид*);
- из псевдоплазмодия (характерно для *диктиостелид* и *акразид*).

Споруляция слизевиков может происходить двумя способами. Споры либо образуются в виде массы свободных клеток, либо формируют плодовые тела.

- **Массы спор** (рис.3.1) не образуют морфологически-единой структуры, и связаны между собой только общностью происхождения. У паразитических организмов они сохраняют целостность лишь пока находятся в оболочке клетки хозяина. Споруляция с образованием масс несвязанных спор характерна для некоторых *плазмодиофоров* (см. рис.25.1.в).

- **Плодовые тела** слизевиков - это специализированные структуры, служащие для созревания и распространения спор². Они обладают структурной целостностью и являются более прогрессивной формой споруляции по сравнению с массами несвязанных клеток. Характерны для всех групп слизевиков, кроме *церкомонад*.

Споры в плодовых телах могут образовываться двумя способами - *эндогенно* (внутри плодового тела) и *экзогенно* (на его поверхности). При этом, плодовые тела могут состоять только из спор, или же включать стерильные структуры (стебелск, капиллиций и др.), способствующие распространению спор. В соответствии с этим различают три основных типа плодовых тел слизевиков:

- **Сорусы** (рис.3.2)- споры образуются экзогенно, плодовое тело целиком состоит из спор (характерны для *плазмодиофоров* и *акразид*, см. рис.25 и 27.4);

- **Сорокарпы** (рис.3.3)- споры образуются экзогенно, плодовое тело помимо спор содержит стерильные структуры (характерны для *диктиостелид* и *акразид*, см. рис.8 и 27.1-3);

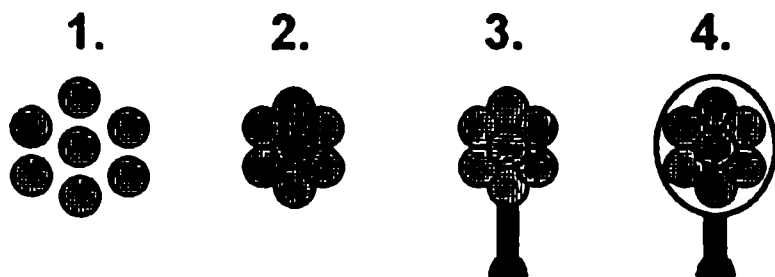


Рис.3.Типы споруляции у слизевиков (ориг.).

1—масса спор, 2—сорус, 3—сорокарп, 4—спорокарп;

² Плодовые тела слизевиков не гомологичны таковым у собственно грибов и не являются настоящими органами.

- **Спорокарпы** или **спорофоры** (рис.3.4) - споры образуются эндогенно, плодовое тело помимо спор обычно содержит стерильные структуры (характерны для *физаровых*, см. рис.18-22).

Размеры плодовых тел у слизевиков колеблются в значительных пределах - от нескольких микрометров до десятков сантиметров, а число спор в них варьирует от одной до сотен тысяч. Строение плодовых тел весьма разнообразно, и, наряду с морфологией спор, служит важнейшим диагностическим признаком при определении видовой принадлежности слизевиков.

ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС И АГАМНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

У некоторых слизевиков обнаружен половой процесс, представляющий собой типичную *изохологамию*, т.е. слияние вегетативных особей (миксамеб или жгутиконосных клеток) с образованием диплоидной зиготы (*физаровые*, *плазмодиофориды* и *копромиксиды*). Изредка, также, отмечается образование специализированных гамет одинаковой морфологии. В этих случаях половой процесс слизевиков можно рассматривать как *изогаметогамию* (*диктиостелиды*).

Однако у большинства слизевиков половое размножение находится на этапе становления, и представлено процессами нерегулярного обмена генетической информацией.

Долгое время считалось, что слияние одноклеточных особей необходимо слизевикам только для образования плодового тела. Однако со временем выяснилось, что у многих организмов (например *церкмонад*) имеет место образование плазмодиев без последующего спороношения.

В 1984г. Л.Н.Серавин и А.В.Гудков показали, что слияния одноклеточных организмов, не сопровождающиеся половым процессом, представляют собой *агамные отношения* - раннюю, дополовую форму межгеномных взаимодействий. Так стало ясно,

что формирование слизевиками надклеточных структур часто направлено на осуществление агамных отношений³.

Классификация агамных отношений подробно рассмотрена нами в пособии «Общая микология». Здесь мы лишь кратко перечислим формы этих отношений, присущие слизевикам.

У слизевиков известно четыре из пяти существующих морфологических типов агамных отношений:

- Псевдоконъюгация характерна для *диктиостелид*, и, возможно, *акразид*. Она приводит у них к образованию псевдоплазмодисв.
- Псевдокопуляция характерна для *церкомонад* и *диктиостелид*, и приводят у них к появлению сомателл (гибридных клеток), которые вскоре вновь разделяются на одиночные одноклеточные особи.
- Временная плазмодияция характерна для *церкомонад*, и приводят к появлению недолговечных плазмодисв, которые вскоре вновь разделяются на одиночные одноклеточные особи.
- Необратимая плазмодияция характерна для *физаровых слизевиков* и приводит у них к образованию долгоживущих плазмодиев. Со временем такие плазмодии превращаются в плодовые тела и образуют покоящиеся споры.

Агамные отношения слизевиков представлены в основном пре-сексуальным процессом.

Важно отметить, что у слизевиков в пределах одного вида могут быть представлены несколько типов генетической рекомбинации, включая агамные и кариогамные отношения. В связи с этим, слизевики являются ценным объектом для изучения эволюции полового процесса.

³ Это справедливо лишь в том случае, если надклеточная структура образуется путем агрегации одноклеточных особей, а не множественного деления ядер одной клетки.

КЛАССИФИКАЦИЯ СЛИЗЕВИКОВ

Длительное время слизевики считались единой в эволюционном отношении группой. Обсуждение их систематического положения, при этом, касалось лишь вопроса о том, к какому царству они относятся: к животным или к грибам. Лишь в 70-80-е годы XXв. было установлено, что слизевики представляют собой лишь свособразную жизненую форму, отличающуюся как от животных, так и от собственно грибов. Как и многие другие жизненные формы, слизевики объединяют несколько неродственных групп, которые в процессе эволюции независимо друг от друга приобрели сходные черты организации. Традиционно, в состав слизевиков включались:

1. *плазмодиальные слизевики = миксомицеты = физаровые (включая протостелевых, эхиностелиевых и миксогастровых);*
2. *клеточные слизевики или акразиомицеты (включая акразид и диктиостелид);*
3. *плазмодиофоровые слизевики (плазмодиофорида);*
4. *лабиринтовые слизевики (лабиринтулы).*

В соответствии с системой, принятой в настоящем пособии, миксомицеты, диктиостелиды и плазмодиофорида рассматриваются пределах царства Мухобionта, акразиды - в царстве Euglenobionта, а лабиринтулы - в царстве Heterokonta. Последняя группа по многим чертам организации отличается от слизевиков, и не включена в настоящее пособие. На остальных группах слизевиков (см. таблицу 1) мы подробно остановимся ниже. Кроме того мы кратко рассмотрим группу *церкомонад*, являющуюся предковой для *физаровых* и *диктиостелид*.

Важно отметить, что помимо «классических» групп, к жизненной форме слизевиков могут быть отнесены некоторые другие существа: *книдоспоридии* (включая *миксоспоридий*, *парамиксий* и *гаплоспоридий*), плазмодиальные формы *золотистых*, *желтозеленых* и *хлорарахниевых водорослей*, инфузории рода *Sorogena*, некоторые споровики (*гемоспоридии*) а также

миксобактерии. У всех этих организмов имеет место типичный для слизевиков жизненный цикл, включающий образование надклеточных агрегатов и плодовых тел, распадающихся на споры. Однако, эти группы никогда не рассматривались как слизевики вследствие важных особенностей их организации. Мы также не будем на них останавливаться.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ СЛИЗЕВИКОВ

СБОР И КУЛЬТИВИРОВАНИЕ

Для обнаружения свободноживущих слизевиков обычно используют два метода:

- *сбор в природе;*
- *метод влажной камеры.*

Первый метод наиболее пригоден для изучения макроскопических слизевиков. Плодовые тела многих из них легко обнаружить благодаря крупным размерам (*Fuligo*, *Reticularia*) или яркой окраске (*Arcyria*). У некоторых видов мелкие плодовые тела образуют обширные колонии, которые также бывают хорошо заметны (*Stemonitis*). При поиске слизевиков в природе особое внимание следует обращать на различные растительные остатки (пни, валёжник, брёвна, опад и т.п.).

Однако, некоторые виды можно обнаружить лишь после тщательного осмотра растительных остатков с помощью увеличительного стекла (*протостелиды* и *лицеевые*). Кроме того, плодовые тела многих слизевиков являются эфемерными, т.е. хрупкими и недолгоживущими. Для изучения таких слизевиков наиболее удобен метод влажной камеры.

При использовании этого метода, производят сбор различных природных субстратов (древесина, кора мертвых деревьев, опавшие листья и пр.). Затем эти субстраты плотным слоем раскладывают на дно чашек Петри, увлажняют и несколько дней инкубируют в тепле при рассеянном свете. Если субстраты очень сухие, их полностью заливают водой и сохраняют так на протяжении

ТАБЛИЦА 1

Признаки основных

Признак	Церко-монады	Диктио-стелиды	Прото-стелиды	Эхино-стелиды
Ядрышки	1 центральное	1 или несколько периферических	1 центральное	1 центральное
Псевдоподии	филозные	филозные	филозные	филозные
Жгутики	2 гетероконтные	-	1-2 гетероконтные	2 гетероконтные
Надклеточные агрегаты (НА)	(прото-) плазмодий	псевдо-плазмодий	прото-плазмодий	прото-плазмодий
Подвижность НА	+	+	+	+
Плоидность НА	1n	1n	1n	1n
Споро-ношение	-	сорокарпы	спорангии	спорангии
Споро-образование	-	экзогенное	эндогенное	эндогенное
Агамные отношения	псевдокопуляция, временная плазмодияция	псевдокопуляция, псевдоконъюгация	-	-
Половой процесс	-	изогаметогамия	изохологамия	изохологамия

групп слизевиков

Миксо-гастриды	Плазмодио-фориды	Акразиды	Копро-миксиды	Фонтику-лиды
1 центральное	1 центральное	1 центральное	1 центральное	неск. центральных или периферич.
филозные	-	лобозные	лобозные	филозные
2 гетеро-контные	2 гетеро-контные	2 изо-контные	-	-
прото-, афано-фанеро-плазмодий	(прото-) плазмодий	псевдо-плазмодий	псевдо-плазмодий	псевдо-плазмодий
+	-	-	-	-
1n, n+n, 2n	1n, n+n, 2n	1n	1n	1n
4 типа спорокарпов	сорусы, массы спор	сорокарпы, сорусы	сорусы	сорокарпы
эндогенное	экзогенное	экзогенное	экзогенное	экзогенное
необратимая плазмодиация	-	-	-	-
изохоло-гамия, апомиксис	изогамето-изохологамия, апомиксис	-	изохоло-гамия	-

нескольких часов. Потом лишнюю воду сливают и содержат как указано выше.

Вскоре субстраты массово покрываются плодовыми телами слизевиков. Часто, первые спорофоры *Echinostelium* и *Licea* появляются уже через 24 часа, хотя наибольшее их число образуется на 3-8 сутки после начала культивирования. Некоторые виды слизевиков требуют длительной инкубации – до нескольких недель (*Physarum*).

Хорошие результаты даёт использование в качестве субстрата для влажной камеры участков коры живых деревьев. С одной стороны там могут массово находиться споры слизевиков, а с другой, практически отсутствует микрофлора, которая может подавлять развитие плодовых тел. Наиболее пригодна для выделения слизевиков шероховатая кора таких деревьев как ива, вяз, клён. Кора голосеменных, за исключением разве что можжевельника, обычно бедна слизевиками.

Иногда плодовые тела физаровых слизевиков, собранные в природе, бывают старыми или повреждёнными, что делает невозможным точную идентификацию видов. В этом случае споры, изъятые из плодовых тел, проращивают на искусственных питательных средах и получают новые плодовые тела *in vitro*. Этот способ позволяет также детально изучить последовательность стадий формирования плодового тела.

Получение плодовых тел *in vitro* можно разделить на три основных этапа: проращивание спор, культивирование плазмодиев и получение плодовых тел.

Проращивание спор

Пищей слизевиков в природе обычно служат бактерии. Поэтому споры слизевика высеваются на предварительно подготовленную бактериальную культуру. Чаще всего для этих целей используют культуры кишечной (*Escherichia coli*) или сенной (*Bacillus subtilis*) палочек. Культивирование проводят на агаризованных средах в тёплом затенённом месте.

В пробирки или чашки Петри, содержащие молодые колонии бактерий, с соблюдением условий стерильности переносят споры из плодового тела слизевика.

Иногда требуется предварительная очистка споровой массы от примесей (например, спор пенициллов). Для этого споры слизевика суспендируют в стерильной воде и многократно разводят суспензию. Затем маленькая капля суспензии в стерильных условиях переносится в пробирку на культуру бактерии. При значительном разведении, вероятность того, что в одной капле окажутся и споры слизевика и споры гриба-примеси, очень невелика. Соответственно, хотя бы часть пробирок будет содержать чистую культуру слизевика. Степень разведения суспензии определяется экспериментальным путём. Иногда, в случае взятия спор из внутренней части плодового тела слизевика, разведение вообще не требуется.

Многие виды слизевиков также успешно культивируют на средах с дрожжевыми грибами или даже в полностью аксеничных условиях.

Культивирование плазмодиев

Слизевики с мелкими плодовыми телами успешно проходят весь жизненный цикл в пробирках или чашках Петри. Но для получения крупных плазмодиев и, соответственно, крупных плодовых тел или их колоний, требуется дорастивание плазмодиев.

Для дорастивания, молодые плазмодии аккуратно, вместе с кусочками субстрата, извлекают из пробирки или чашки Петри и помещают в более крупные сосуды - кристаллизаторы, фотокюветы и пр. В сосудах создаются условия повышенной влажности, для чего их дно выстилают увлажненной фильтровальной бумагой или заливают «голодным» (не содержащим питательных веществ) агаром. Для корма плазмодиев на этом этапе культивирования обычно используют измельчённые овсяные хлопья. Взрослые плазмодии в состоянии самостоятельно справляться с сопутствующими микроорганизмами, поэтому строгое соблюдение условий стерильности на этом этапе выращивания необязательно. При таком способе культивирования, плазмодии некоторых видов могут достигать в диаметре 10 см.

Плазмодии слизевиков в вегетативном состоянии имеют положительный трофотаксис и гидротаксис, но отрицательный фо-

тотаксис, т.е. предпочитают влажные места с большим количеством пищи, но избегают света. При образовании плодовых тел таксисы меняются на противоположные.

Получение плодовых тел

Для того, чтобы стимулировать споруляцию, кристаллизатор со взрослым плазмодием переносят на свет и помещают в него конус из плотной гигроскопической бумаги. Плазмодий выползает по поверхности бумаги на вершину конуса и превращается в плодовое тело.

ХРАНЕНИЕ И МИКРОСКОПИРОВАНИЕ

Образцы, собранные как в природе, так и во влажной камере, должны быть помещены в коробочки, так как они легко разрушаются на обычных конвертах и на гербарных листах. Для уничтожения личинок насекомых, которые могут повредить коллекцию, обычно используют промораживание образцов.

При обычных микроскопических исследованиях готовят временные препараты. Постоянные же препараты изготавливают несколькими способами.

Плодовое тело или его часть помещают в каплю 96% спирта. После того, как спирт испаряется, добавляют каплю 2-3% КОН, затем материал заключают в 8% глицерин и накрывают покровным стеклом, а край стекла заливают нитроцеллюлозным лаком.

Хорошие результаты также даёт использование среды Хойера. Для ее изготовления гуммиарабик (30г) растворяют в воде (50мл) в течение 24 часов при комнатной температуре, затем добавляют хлоралгидрат (200мг), и, после его растворения, (2-3 суток) - глицерин (20мг). В среде Хойера препараты сохраняются 2-3 года.

Для еще более длительного сохранения образцов можно использовать помещение образцов в лактофенол (фенол кристаллический - 20 г, молочная кислота - 20 г, глицерин - 40 г, вода - 20 г).

СИСТЕМА СЛИЗЕВИКОВ

Система слизевиков, принятая в настоящем пособии, построена с использованием последних достижений в области филогенетической систематики эукариотов (см. обзор: Лсонтьев, Акулов // Журн. общей биологии, №2, 2002). В своей принципиальной части она соответствует общепринятым взглядам. Главной её оригинальной особенностью является использование в наименовании таксонов *системы стандартных окончаний* по Я.И.Старобогатову (1986), которая еще не получила должного распространения, однако имеет важные преимущества (см.: Кусакин, 1995), и, на наш взгляд, заслуживает широкого применения.

В соответствии с современными представлениями, жизненная форма Слизевика представлена как минимум двумя независимыми эволюционными линиями, которые можно условно назвать *настоящими* и *ложными слизевиками*. Эти группы обладают значительным морфо-биологическим сходством, однако имеют совершенно различное происхождение, и поэтому рассматриваются в настоящее время в составе различных царств: настоящие слизевики – в царстве миксобионтов, а ложные – в царстве эвгленобионтов.

Ц а р с т в о МИКСОБИОНТЫ - Regnum MYXOBIONTES

(от греч. *муха* - *слизь*)

=Myxobiontes (partim) Kusakín, Drozdov, 1997;

=Sarcomastigota (partim) Cavalier-Smith, 1998.

Это царство объединяет организмы, имеющие одноклеточный, плазмодиальный или псевдоплазмодиальный таллом, и обладающие амeboидной, реже монадной морфологической структурой. Все миксобионты - аэробные гетеротрофы, обитающие в воде и на суше; это свободноживущие, иногда паразитические формы.

Стросные клетки - типичные для эукариотов. В клетке присутствует от одного до нескольких тысяч ядер. При делении ядра формируется единое биполярное веретено (такой тип деления называют *ортомитозом*⁴; в пределах группы он может быть закрытым, полуоткрытым или открытым). Жгутиковый аппарат, как правило, состоит из двух апикальных *гетероконтных* (имеющих разную длину) но *изоморфных* (имеющих одинаковую морфологию) жгутиков. Один жгутик обычно направлен вперёд, а второй – назад, вдоль тела клетки. Задний жгутик (а также весь жгутиковый аппарат) может быть редуцирован. Мастигонемы (жгутиковые волоски) отсутствуют. Клеточные покровы у большинства миксобионтов представлены плазмалеммой, но у некоторых видов имеется клеточная оболочка, содержащая целлюлозу или хитин (это особенно характерно для спор слизевиков-миксобионтов). Митохондрии присутствуют, лишь у некоторых видов вторично утрачены. Митохондриальные кристы - трубчатые, реже имеют другую форму. Пластиды отсутствуют. Запасной полисахарид - α -1,4 [1,6]- глюкан. Рибосомы эукариотического типа. Аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом.

Хотя представители этой группы стали известны науке еще в XVII в. (это были как раз слизевики), систематическая структура царства *Myxobiontes* остается дискуссионной до настоящего времени. В данном пособии мы придерживаемся оригинальной трактовки объема этой группы, основываясь, в первую очередь, на работах О.Г.Кусакина и А.Л.Дроздова (1997) а также Т.Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1998).

К царству *Myxobiontes* относятся: *лобозные амёбы* (включая классический род *Amoeba*), *энтамёбы* (паразитические вторично-безмитохондриальные амёбы, в том числе *Entamoeba*, вызывающая дизентерию человека), *форамениферы* (морские панцирные амёбы), *эбринды* (ранее рассматривались в классе золотистых водорослей), а также четыре группы слизевиков: *церкомонады*, *физаровые*, *диктиостелиевые* и *плазмодиофоровые*.

⁴ Противоположный ортомитозу тип деления ядра называют *плевромитозом*. Для него характерно образование двухчастного веретена, одна часть которого связана с хромосомами, а другая, расположенная в стороне, соединяет центры организации микротрубочек. Плевромитоз характерен, в частности, для настоящих грибов.

Тип ЦЕРКОМОНАДЫ - Phylum CERCOMONADOPHYLES Kusakin et Drozdov, 1997;

=Cercomonada (Kent, 1880) Karpov, 1990

(от греч. kerkos – хвост, и monas – единица, монада)

БИОЛОГИЯ

Трофическая стадия жизненного цикла церкомонад представлена свободноживущими амёбоидными и монадными клетками, а также миксамебами. Все три типа вегетативных особей способны к взаимным превращениям.

По строению клетки церкомонады близки к другим миксобионтам. Плазмалемма лишена дополнительных оболочек и чешуек. Ядро включает одно центральное ядрышко. Монадные клетки несут пару гетероконтных изоморфных жгутиков. В псевдоподиях иногда имеются стрекательные органеллы – экструсомы. Клетки содержат сократительную и пищеварительные вакуоли (рис.4).

Иногда (но не регулярно и не у всех видов) отдельные клетки сливаются и образуют либо объединенную клетку вегетативной морфологии (сомателлу), либо микроскопический плазмодий. В первом случае наблюдаются агамные отношения типа псевдокопуляции, а во втором случае - типа временной плазмодии. Граница между сомателлой и плазмодием у церкомонад размыта. Так, плазмодий часто несет жгутики слившихся особей, т.е. является фактически амёбофлагеллятной клеткой. Путем образования сомателл и плазмодиев у церкомонад происходит пресексуальный процесс.

Формирование плазмодия связано лишь со вступлением особей в агамные отношения, и не вызывает перехода к расселительной стадии. Плодовые тела у церкомонад никогда не образуются. После обмена генетической информацией, происходит деплазмодия - распад плазмодия на отдельные клетки. Этим завершается жизненный цикл церкомонад.

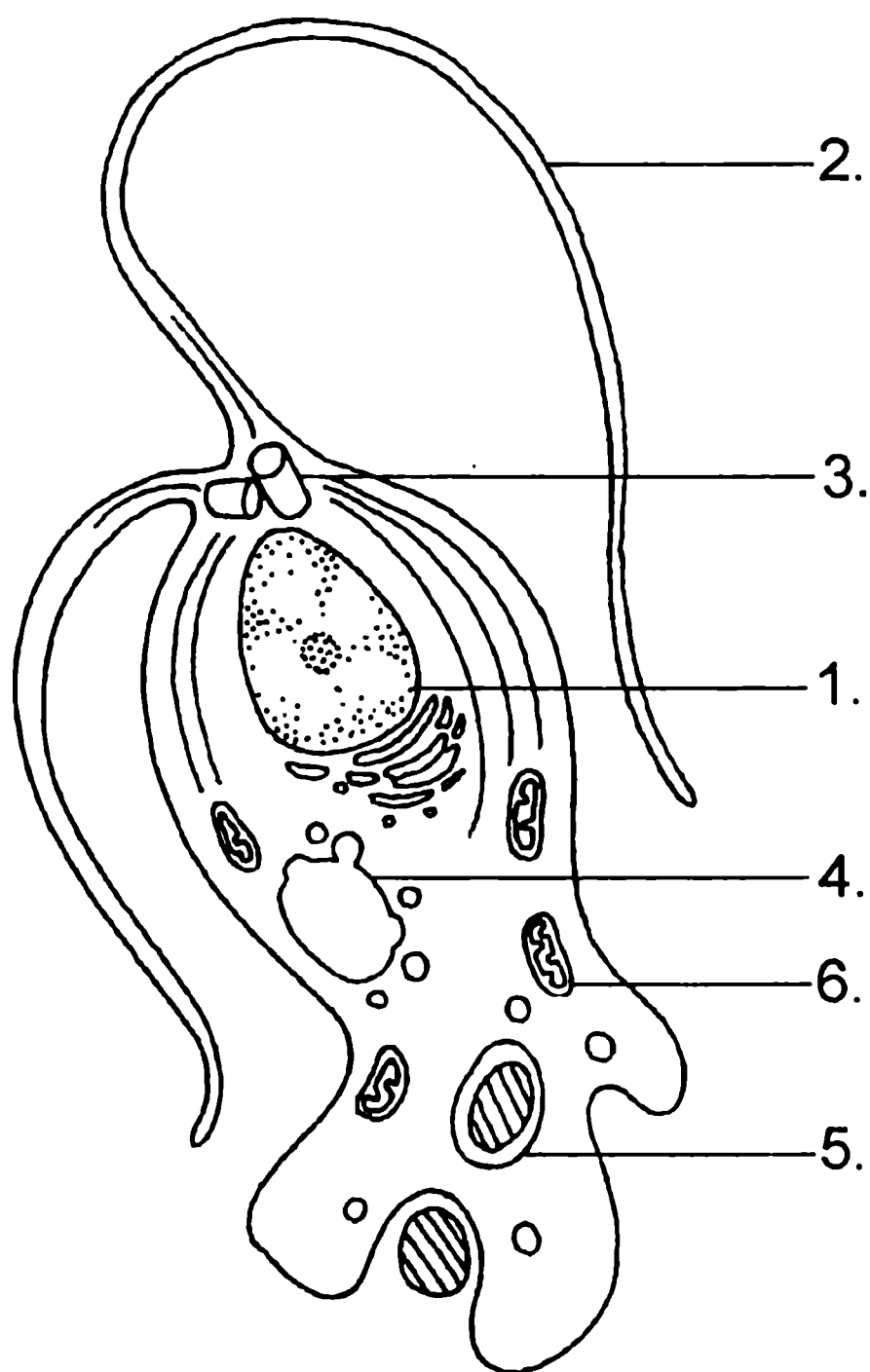


Рис.4.Строение клетки церкомонады (по Мыльникову, 2000).

1–ядро, 2–жгутик, 3–базальное тело, 4–сократительная вакуоль, 5–пищеварительная вакуоль, 6–митохондрия;

ЭКОЛОГИЯ

Церкомонады широко распространены в пресных и соленых водоемах. Большинство представителей - свободноплавающие или ползающие по субстрату, но известны также и прикрепленные формы. Церкомонады - фаготрофы, питаются бактериями.

СИСТЕМАТИКА

Церкомонады были открыты в п.п. XIX века (Dujardin, 1841) и длительное время рассматривались как простейшие животные. Цитологические исследования 80-90-х годов XX века показали обособленность церкомонад от других жгутиконосцев и их родство с физаровыми слизевиками (Карпов, 1990). В связи с этим, церкомонады могут считаться предками физаровых слизевиков, а возможно и диктиотелид (Кусакин, Дроздов, 1997). Впрочем, систематическое положение этих организмов по-прежнему остается спорным.

Тип *Cercomonadophyles* включает семейства *Cercomonadidae* Kent и *Heteromitidae* Mylnikov, отличающиеся структурой жгутикового аппарата, и 3-6 родов.

Типовым родом в группе является *Cercomonas*, включающий многих распространенных обитателей пресных водосмов (рис.5).

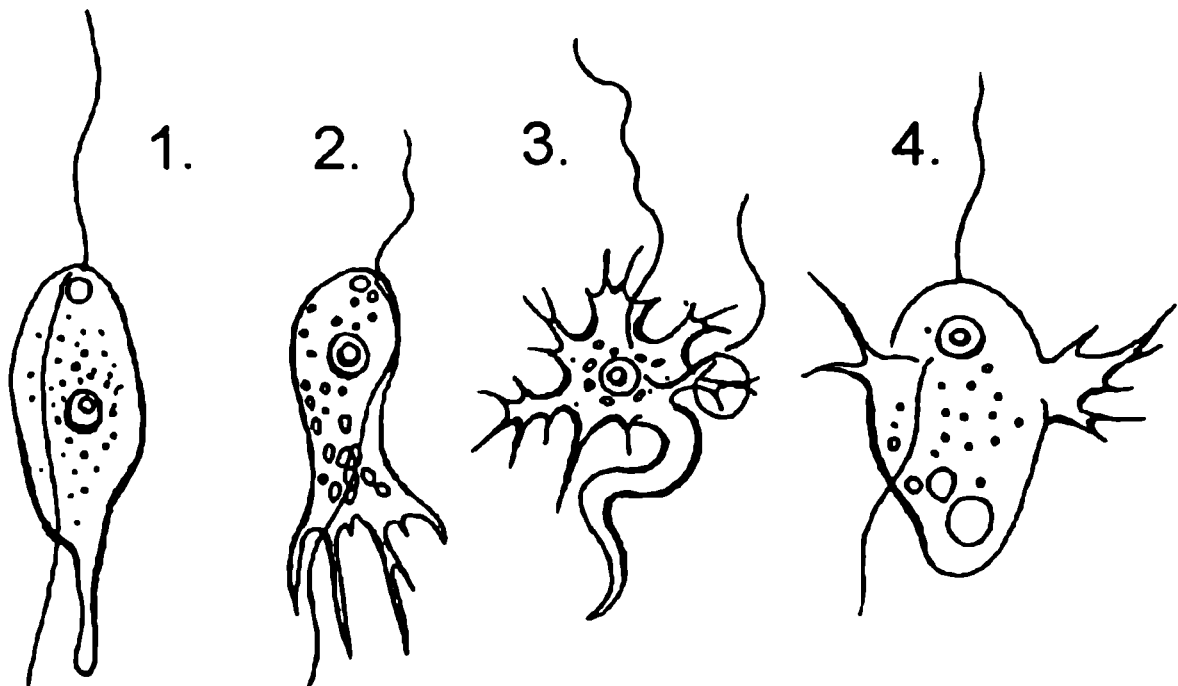


Рис.5.Представители церкомонад (по Starmach, 1980).
1–*Cercomonas longicauda*, 2–*C.incurvus*, 3–*C.draco*, 4–*C.dactylopterus*.

Тип ДИКТИОСТЕЛИДЫ - Phylum DICTYOSTELIOPHYLES Kusakin et Drozdov, 1997;

=Диктиостелиевые слизевики

**Dictyostelida Lister, 1900; Dictiostelia L.S.Olive, 1970;
(от греч. *diction* – сеть и *stele* – столб, колонна)**

БИОЛОГИЯ

Трофическая стадия жизненного цикла диктиостелид представлена амебоидными клетками (миксамебами), жгутиконосная стадия отсутствует. Миксамебы способны образовывать подвижный псевдоплазмодий. При переходе к расселительной стадии псевдоплазмодий образует плодовые тела - сорокарпы, в которых происходит экзогенное спорообразование. Сорокарпы состоят из сорусов - шаровидных спороносных головок, расположенных на стебельке. Стебелёк и стенки спор содержат целлюлозу. Споры прорастают новыми миксамебами.

Жизненный цикл гапло- или гаплодиплофазный. Многие диктиостелиды способны к изогамному половому процессу, а также агамным отношениям типа псевдокопуляции и псевдоконъюгации.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТАДИЯ

Одиночные клетки и покоящиеся стадии

Миксамебы диктиостелид (рис.2 и 6.2) являются одноклеточными клетками с фаготрофным типом питания. Обычно они имеют широкоовальную форму и образуют множество филозных (тонких, сужающихся к концу), реже лобовых (лопастных) псевдоподий. Миксамебы имеют сократительные и пищеварительные вакуоли, их ядро имеет одно или несколько периферических ядрышек. При активном перемещении по субстрату, амёбы приобретают удлинённую форму, при этом, на переднем конце клетки появляется зона прозрачной цитоплазмы -

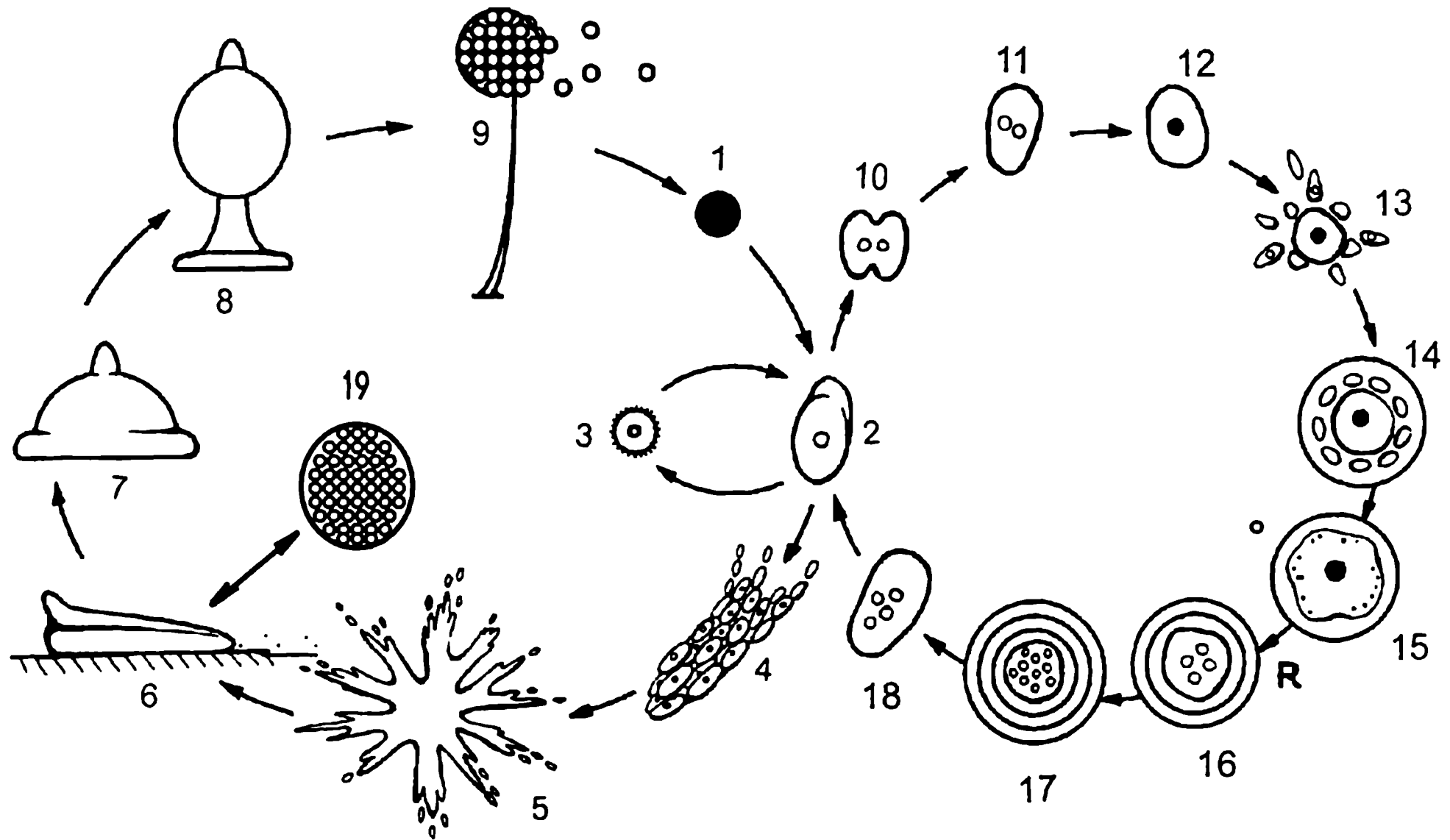


Рис.6.Жизненный цикл диктиостелид (ориг.).

1–спора, 2–миксамеба, 3–микроциста, 4–агрегация: клеточный поток, 5– агрегация: звездообразная клеточная масса, 6–псевдоплазмодий, 7–сороген, 8–формирование сорокарпа, 9–зрелый сорокарп, 10–плазмогамия, 11–кариогамия, 12–зигота, 13–агрегация гаплоидных клеток вокруг зиготы, 14–образование первичной оболочки макроцисты, 15–поглощение зиготой гаплоидных клеток, 16–мейоз и образование вторичной оболочки макроцисты, 17– образование третичной оболочки макроцисты и множественный митоз, 18–образование макроцисты миксамебами, 19–псевдомacroциста;

гиалоплазмы. В условиях, неблагоприятных для развития, миксамебы способны переходить в состояние покоя, выделяя вокруг себя плотную оболочку. Такие покоящиеся клетки называют *микроцистами* (рис.6.3).

Вегетативное размножение

В благоприятных условиях миксамёбы способны к вегетативному размножению в форме митотического деления. В процессе митоза верстено располагается почти целиком внутри ядра, оболочка которого остается интактной, за исключением полярных отверстий, через которые проходят микротрубочки. Такой тип деления известен как полуоткрытый ортомитоз.

Псевдоплазмодии

При достижении критической численности или истощении запасов пищи амeboиды сливаются в псевдоплазмодий. Он не способен к фаготрофному питанию, и, соответственно, не является собственно трофической стадией жизненного цикла, а служит переходом от трофической к расселительной стадии.

Образование псевдоплазмодия проходит в два этапа.

Преагрегация

В ходе этого периода происходит подготовка трофических клеток к агрегации (рис.2.2). Клетки прекращают делиться и несколько уменьшаются в размерах. Происходит быстрое снижение их фагоцитарной активности, вплоть до полной её потери. Наблюдается экзоцитоз содержимого пищеварительных вакуолей, которые вскоре исчезают совсем. Если клетки, прошедшие преагрегацию, вернуть в исходные условия, то они еще довольно долго оказываются неспособными к фагоцитозу, что свидетельствует о значительной глубине происходящих в них метаболических перестроек.

В конце преагрегационного периода в амебах появляются *аутофагические вакуоли*, осуществляющие самопереваривание, которое, по всей видимости, является основным источником энергии в ходе развития псевдоплазмодия и плодовых тел.

Агрегация

Агрегация, как упоминалось выше, представляет собой сближение отдельных особей с их последующим объединением в псевдоплазмодий. У диктиостелид она начинается с появления *центров агрегации* - отдельных клеток или небольших их групп, которые привлекают к себе других миксамеб. Привлечение осуществляется благодаря высвобождению в среду специальных веществ-аттрактантов. У целого ряда диктиостелид функцию аттрактанта выполняет *акразин*⁵ - аденозин-3'-5'-монофосфат (циклический АМФ, или цАМФ) - широко распространенный в живой природе агент межклеточной кооперации. Он вызывает у них положительный хемотаксис в очень низкой концентрации - 10^{-6} - 10^{-5} М.

Секреция цАМФ в центрах агрегации имеет пульсирующий характер. С интервалом в несколько минут клетки центра выбрасывают в окружающую среду порцию акразина, которая активизирует окружающие миксамебы в определенном радиусе. Этот радиус ограничен, т.к. цАМФ вне клеток быстро разлагается. Однако вскоре миксамебы, получившие сигнал из центра агрегации, принимают эстафету секреции акразина, и распространяют сигнал дальше. В конечном итоге, процесс активации охватывает миксамебы, удаленные от центра агрегации на многие сантиметры.

Получив сигнал и распространив его дальше, миксамебы приобретают удлинённую форму, и начинают двигаться в сторону центра агрегации. Однако вскоре акразин, растворённый в окружающей среде, разлагается, и клетки вынужденно останавливаются, ожидая очередной порции ориентирующего их аттрактанта. В результате наблюдается своеобразная картина: от

⁵ Аттрактант диктиостелид был назван акразином, поскольку ранее эти организмы рассматривались как представители акразиевых слизевиков. Автор этого названия Дж. Боннер писал, что долго думал, как назвать обнаруженную сигнальную молекулу. В это время он прочёл книгу Э.Спенсера "Волшебная королева", где есть персонаж кодунья Акразия, увлекающая мужчин и превращающая их в животных. Случайное совпадение имени Акразия с названием «Акразиевые слизевики» решило исход дела.

центра агрегации медленно распространяются концентрические волны клеток, уловивших сигнал и движущихся по направлению к центру. Между этими волнами находятся клетки, временно теряющие ориентацию, вплоть до момента, пока их не достигнет очередная порция акразина.

Следует отметить, что цАМФ привлекает только миксамеб, прошедших преагрегацию, в то время как трофические особи к этому веществу индифферентны. Специальные рецепторы, воспринимающие цАМФ, располагаются равномерно по всей поверхности миксамеб. Локальное повышение концентрации этого вещества индуцирует образование псевдоподий в стимулируемом участке, так что локомоция происходит в направлении максимальной концентрации комплексов цАМФ-рецептор.

Акразин не является универсальным аттрактантом для всех видов диктиостелид. У ряда видов эти функции выполняют иные, причем, по всей видимости, различные вещества. Например, у *Polysphondilium violaceum* и *P. pallidum* аттрактантом служит олигопептид с молекулярной массой около 1500D.

Привлекаемые ритмично высвобождаемыми порциями аттрактантов, клетки движутся по направлению к центрам агрегации и наконец формируют сплошные **клеточные потоки** (рис.6.4). Сливаясь, эти потоки образуют звездообразную клеточную массу (рис.6.5), вокруг которой секретируется общая слизистая оболочка. Так формируется псевдоплазмодий - многоклеточное образование, которое в дальнейшем ведет себя как единый организм. Обычно одна звездообразная масса формирует один псевдоплазмодий (*mucoroides-mun*). Реже она распадается на несколько участков, каждый из которых обособляется в отдельный псевдоплазмодий (*violaceum-mun*). Наконец у некоторых видов, клеточная масса имеет не звездообразную, а полусферическую форму, и эта полусфера образует один (*minutum-mun*) или несколько (*microsporum-mun*) псевдоплазмодиев.

Сформировавшийся псевдоплазмодий приобретает форму конуса, который затем ложится на субстрат и начинает активно перемещаться (рис.6.6). Это перемещение обусловлено индивидуальной подвижностью клеток, составляющих псевдоплазмодий. Координирование поведения клеточной массы как единого многоклеточного организма осуществляется с помощью тех же аттрактантов, которые ранее вызывали агрегацию клеток. На выбор направления миграции влияет целый ряд физико-химических факторов - освещение, температура и химизм среды. Показано, что передний конец псевдоплазмодия более чувствителен к этим стимулам, чем остальные участки тела. У некоторых видов (*Dictyostelium minutum*, *D.deminutivum*, *D.lacteum*) миграционная стадия сокращена, и псевдоплазмодий, только сформировавшись, начинает процесс образования плодового тела.

В псевдоплазмодии миксамебы вступают в агамные отношения типа псевдоконъюгации и псевдокопуляции. При этом между особями происходит пресексуальный процесс. Кроме того, здесь имеет место парасексуальный процесс, при котором гаплоидные ядра попарно сливаются и возникшие диплоидные ядра претерпевают вегетативную гаплоидизацию. Подобные явления обеспечивают высокую изменчивость диктиостелид даже при отсутствии полового процесса.

Дополнительным фактором поддержания генетического разнообразия диктиостелид является **деление и слияние псевдоплазмодиев**, наблюдавшееся у некоторых видов.

При резком наступлении неблагоприятных условий (например, внезапном погружении под воду), псевдоплазмодий способен переходить в состояние покоя. При этом он приобретает сферическую форму, а составляющие его клетки покрываются плотными оболочками и слипаются друг с другом (рис.6.19). В результате образуется сферическая структура, именуемая **псевдомикроцистой** (истинные макроцисты имеют иное происхождение и будут рассмотрены позже).

РАССЕЛИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ

При переходе к расселительной стадии, псевдоплазмодий образует плодовые тела - сорокарпы. Формирование сорокарпов проходит в два этапа - дифференцировочный и споруляционный.

Дифференцировка псевдоплазмодия

В процессе миграции псевдоплазмодий претерпевает дифференцировку на два основных участка - *предножковый* (передний) и *преспоровый* (задний)⁶. Оба участка формируются специализированными клетками, соответственно, *предножковыми* (образуют ножку плодового тела) и *преспоровыми* (образуют споры).

Клетки преспорового участка псевдоплазмодия характеризуются наличием своеобразных *преспоровых вакуолей*, которые содержат ферменты и «строительный материал» для синтеза клеточной стенки будущих спор. В предножковых клетках такие вакуоли отсутствуют, однако в них в большом количестве имеются аутофагические вакуоли, содержащие кислую фосфатазу. Клетки обоих типов хорошо отличаются друг от друга по подвижности и целому ряду других (биохимических, морфологических и ульт-

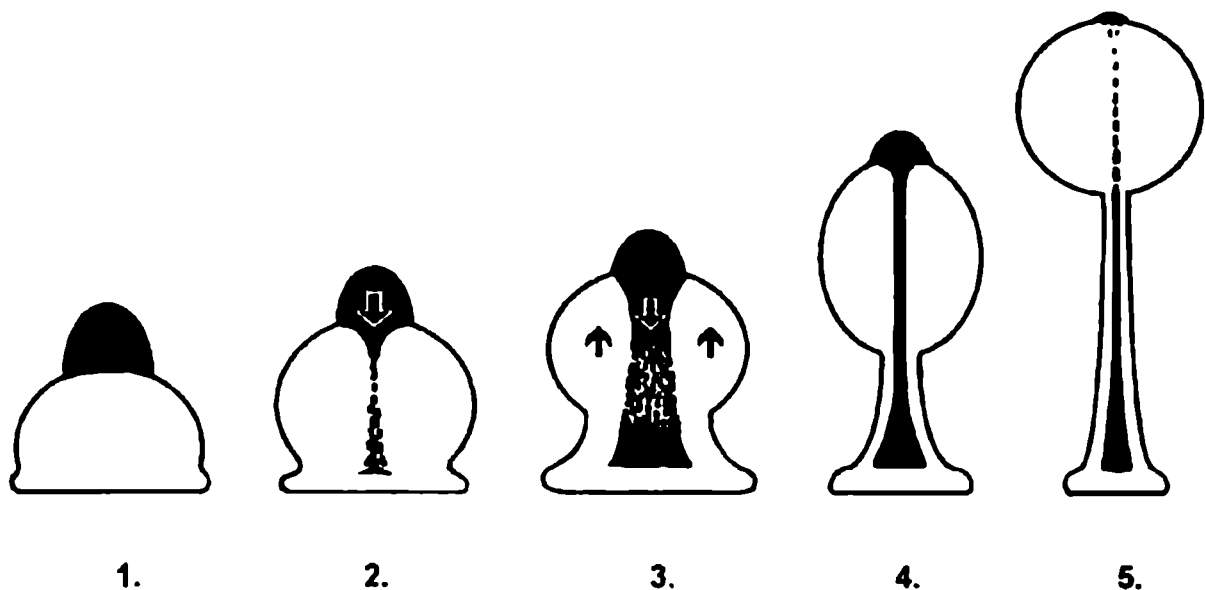


Рис.7.Формирование сорокарпа у *Dactylosteira* (ориг.).

1—сороген, дифференцированный на преспоровые (белые) и предножковые (черные) клетки, 2—начало миграции предножковых клеток к основанию сорогена, 3—начало движения массы преспоровых клеток вверх по растущей ножке, 4—молодой сорокарп, 5—зрелый сорокарп: предножковые клетки полностью переходят в сердцевину ножки;

раструктурных) признаков. С помощью молекулярно-биологических методов было показано также, что предножковые клетки можно, в свою очередь, разделить на несколько групп, имеющих различную локализацию внутри предножкового участка и по-разному реагирующих на внешние сигналы.

Соотношение преспоровых и предножковых клеток в псевдоплазмодии является величиной более или менее постоянной и составляет обычно около 2 : 1.

Направление дифференциации амёбондов определяется тем, на какой стадии ядерного цикла застала их стимуляция к началу агрегации. Миксамсбы, находящиеся в S и G₂-фазе, дифференцируются в преспоровые клетки, тогда как предножковые клетки формируются в G₁-фазе. Существуют также и дополнительные механизмы контроля специализации клеток с помощью веществ-регуляторов. Впрочем, дифференцировка псевдоплазмодия является достаточно лабильной, и допускает взаимную трансформацию одного клеточного типа в другой. Так, у *Polysphondillium* дифференциация клеток определяется только при формировании сорокарпа, в соответствии с их локализацией в нем.

Споруляция

Продолжительность периода перемещения псевдоплазмодия по субстрату определяется как условиями окружающей среды, так и индивидуальными особенностями агрегата (как отмечалось выше, у некоторых видов подвижная стадия отсутствует). Но в итоге, после дифференциации на предножковый и преспоровый участки, псевдоплазмодий прекращает движение и преобразуется в *сороген*, т.е. приобретает вертикальную ориентацию и конусовидную форму (рис.6.7 и 7.1). Группа клеток, лежащих на субстрате в основании сорогена, формирует расширенный *базальный диск*. На базальном диске располагается полусферическая масса преспоровых клеток. Наконец, на вершине этой массы

^a Исключение составляет род *Acytostelium*, у которого специализированные предножковые клетки отсутствуют.

находится *папилла* - сосочковидный вырост, образованный предножковыми клетками. Приобретя такую структуру, сороген приступает к формированию плодового тела - сорокарпа.

Предножковые клетки папиллы начинают постепенно погружаться в массу преспоровых клеток, и, пройдя сквозь нее, пристраиваются сверху на базальный диск (рис.7.2). Опустившись на базальный диск, каждая предножковая клетка образует вокруг себя толстую целлюлозную стенку и погибает. Последующие предножковые клетки укрепляются на поверхности предыдущих. В результате накопления предножковых клеток формируется стержень - сердцевина стебелька. Вокруг этой клеточной сердцевины преспоровые клетки секретируют двухслойную целлюлозную трубку, покрытую снаружи слизистой пленкой. Сердцевина, окруженная целлюлозной трубкой, образует стебелек сорогена - *сорофор*.

Удлиняющийся стебелек приподнимает над субстратом массу преспоровых клеток, которая отрывается от базального диска и приобретает форму сферы, расположенной на конце растущей ножки (рис.7.3). На вершине этой сферы лежит уменьшающаяся папилла, из которой, сквозь преспоровую массу, продолжают двигаться вниз предножковые клетки (рис.7.4).

Наконец, запас предножковых клеток в папилле истощается, и она исчезает (рис.7.5). После этого сферическая масса преспоровых клеток, расположенная на вершине стебелька, превращается в сорус - спороносную головку, содержащую споры.

У некоторых видов (*Dictyostelium mucoroides*, *D.purpureum* и др.) образование стебелька начинается еще в мигрирующем псевдоплазмодии. Стебелек при этом оказывается лежащим, и вверх изгибается лишь его концевая часть, которая образуется после начала споруляции. При этом базальный диск в основании ножки, естественно, не образуется, а укрепление сорокарпа на субстрате осуществляет *суппортер* (подпорка), образующийся в месте изгиба ножки вверх (рис.8.5).

У *Polysphondilium*, а также многих представителей *Acytostelium* и *Dictyostelium*, образуются разветвленные сорокарпы. Встретление сорокарпов может происходить тремя

различными способами: 1) в ходе споруляции на заднем конце сорогена происходит отшнуровка небольших клеточных масс, которые дифференцируются на несколько вторичных сорокарпов, прикрепленных к стебельку материнского плодового тела; 2) сороген, приподнимающийся на ножке, разделяется на два дочерних сорогена, далее образующих собственные стебельки; 3) молодой сороген взбирается на стебелек зрелого плодового тела, и на нем формирует отдельный сорокарп.

Споры

При созревании сорокарпа, преспоровые клетки превращаются в споры (рис.6.1). При этом они покрываются толстой целлюлозной оболочкой и становятся устойчивы к воздействию неблагоприятных условий среды. При прорастании из спор выходят амeboидные трофические особи. Жизненный цикл диктиостелид занимает 3-4 суток.

ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС

В условиях, неблагоприятных для образования плодовых тел (повышенная влажность, темнота и др.), некоторые виды диктиостелид способны образовывать альтернативные, половые спороношения, являющиеся результатом полового процесса.

В ходе полового процесса, миксамебы попарно сливаются (рис.6.10), в результате чего образуются двуждерные клетки (рис.6.11), которые вскоре начинают заметно увеличиваться в размерах. Параллельно с этим происходит слияние обоих ядер, и клетка становится диплоидной (рис.6.12). На этой стадии она называется *гигантской клеткой*.

Показано, что одноядерные амeboидные особи, участвующие в половом процессе, представляют собой специализированные гаметы, и соответственно, половой процесс диктиостелид можно считать изогамией. Среди диктиостелид есть как гомо-, так и гетероталлические формы.

Сформировавшиеся гигантские клетки начинают привлекать к себе гаплоидных миксамеб, выступая, фактически, в роли центров агрегации (рис.6.13). При этом, в качестве аттрактанта иногда

выступает цАМФ. В результате образуется плотный агрегат, в центре которого расположена гигантская клетка, а на периферии - гаплоидные амёбы. Вокруг агрегата образуется так называемая **первичная оболочка**, которая напоминает слизистую пленку, окружающую мигрирующий псевдоплазмодий (рис.6.14). Окружение многоклеточного агрегата оболочкой знаменует его превращение в молодую **макроцисту**. После образования первичной оболочки гигантская клетка приступает к фагоцитозу окружающих ее амёбоидных особей (рис.6.15). Гаплоидные амёбы, таким образом, обеспечивают питание гигантской клетки, что можно охарактеризовать как каннибализм. Он является необходимым условием протекания полового процесса.

После поедания гигантской клеткой всех гаплоидных амёб, макроциста окружается целлюлозной **вторичной оболочкой**. Во время формирования вторичной оболочки диплоидное ядро макроцисты претерпевает мейотическое деление с образованием четырёх гаплоидных ядер (рис.6.16). После прохождения мейоза, макроциста окружается **третичной оболочкой** и претерпевает множественный митоз. Зрелая многоядерная макроциста, окружённая трехслойной оболочкой, вступает в период покоя (рис.6.17).

В процессе прорастания цитоплазма макроцисты сперва распадается на крупные одноядерные клетки, называемые **проамёбами** (рис.6.18). Последние многократно делятся, образуя трофические амёбоидные особи нормального размера.

ЭКОЛОГИЯ

Диктиостелиды, обитают в листовой подстилке, на почве, мертвых частях растений, разлагающихся плодовых телах грибов или помете животных, а также в ризосфере многих растений. Распространены они повсеместно, но из-за микроскопических размеров, утончённого строения и эфемерности плодовых тел плохо сохраняются в коллекциях и редко привлекают внимание специалистов. Длительное время они рассматривались как преимущественно копрофильные (обитающие на помете) организмы

и только в последнее время, благодаря систематическим исследованиям ряда авторов, были описаны диктиостелиды, встречающихся в разнообразных местообитаниях.

Наибольшее число диктиостелиевых слизевиков обитает в листовой подстилке и почвах листопадных лесов в зоне умеренного климата. Среди них наиболее известен *Dictyostelium mucoroides*.

Основным фактором, влияющим на встречаемость и распространение диктиостелид, служит наличие пищевых ресурсов в виде почвенных бактерий, составляющих основу их пищевого рациона. Впрочем, известны виды, способные поглощать не только бактерий, но и миксамеб других слизевиков, нападая даже на клетки более крупные, чем они сами, и поглощая их фрагменты. Миксамебы *Dictyostelium caveatum* способны привлекать с помощью аттрактантов клетки других видов и поедать их. Нередки и случаи каннибализма.

Диктиостелиды легко культивируются на бактериях в агаровых средах. Кроме того, ряд видов (например *Polysphondilium pallidum* и *Dictyostelium discoideum*) удастся культивировать в аксеничных условиях. Диктиостелиды используются в качестве модельных объектов при изучении таксисов, межклеточных взаимодействий, возникновения гетерокариона и других вопросов клеточной биологии.

СИСТЕМАТИКА

Как уже отмечалось выше, диктиостелиевые слизевики были открыты **О.Бреффельдом** в 1869г. и длительное время рассматривались в группе «клеточных слизевиков»⁷ куда, кроме них, включались акразиды. Отличия диктиостелид от акразид убедительно показали **К.Б.Рэпер** (Raper, 1973) и **Л.С.Олайв** (Olive, 1975). Последующие исследования выявили, что в эволюционном плане тип *Dictyosteliophyles* достаточно обособлен от других групп организмов, и состоит лишь в отдаленном родстве с настоящими слизевиками из типа *Physarophyles*.

⁷ Искусственная группа «клеточных слизевиков» включает организмы, образующие псевдоплазмодии.

В соответствии с системой К.Б.Рэпера (Raper, 1984), диктиостелиды включают единственный отряд *Dictiosteliiformes* (= *Dictyosteliida* Lister in Lancaster, 1909), объединяющий два семейства, 4 рода и около 60 видов. Семейства диктиостелид отличаются, в первую очередь, способом образования стебелька плодового тела.

Семейство *Acytosteliaceae* Raper ex Raper et Quinlan, 1958

У представителей этого семейства все клетки сорокарпа превращаются в споры т.е. являются преспоровыми. Предпозжковые клетки отсутствуют, а стебелек сорокарпа синтезируется преспоровыми клетками и не имеет клеточного строения. Он представляет собой тонкую полую трубку, чрезвычайно напоминающую стебелек *протостелиевых* *слизевиков*. Стенки стебелька составляют продольно ориентированные целлюлозные фибриллы.

Семейство *Acytosteliidae* включает 1 род *Acytostelium* с 10 видами.

Род *Acytostelium* Raper, 1956

Сорокарпы простые или ветвящиеся (рис.8.1-2), как правило образуются группами из одного псевдоплазмодия.

Обычно сорокарпы содержат сотни спор, но имеются данные, что при определенных условиях могут возникать двуспоровые и даже односпоровые их формы, морфологически неотличимые от плодовых тел *протостелиевых* *слизевиков*.

Первым из описанных и наиболее изученным представителем рода является *Acytostelium leptosomum* Raper.

Семейство *Dictyosteliaceae* Rostaf., 1875

У представителей этого семейства часть клеток сорокарпа превращается в споры, а другая часть формирует стебелек плодового тела, который, таким образом, имеет клеточное строение.

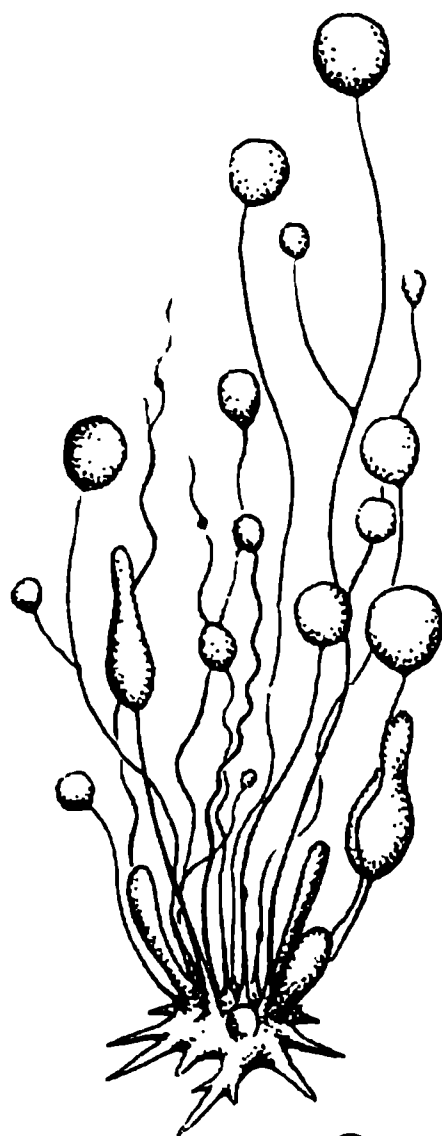
Рис.8. Представители диктиостелид (1, 2 - по Cavender, Vadell, 2000; 3-7 - по Nagivara, 1989).

1-*Acytostelium subglobosum*, 2-*A.leptosomum*, 3-*Dictyostelium polycephalum*, 4-*D.discoideum*, 5-*D.mucoroides*, 6-*Polyspondillium candidum*, 7-*P.violaceum*.

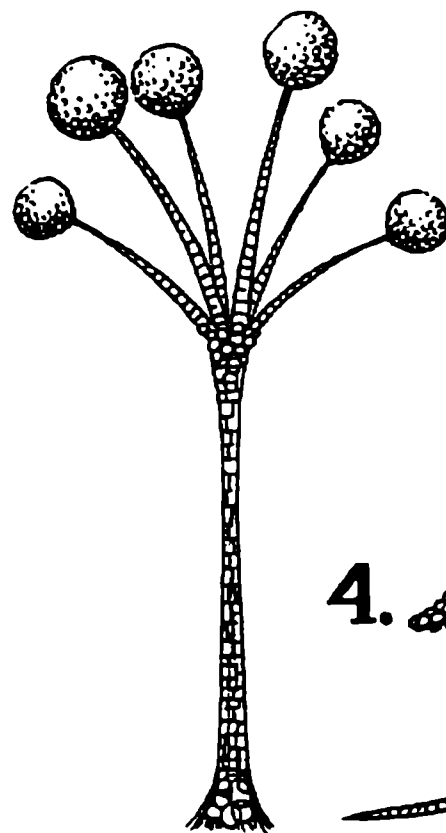
Рис.8.



1.

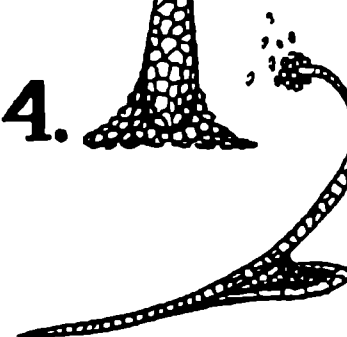


2.

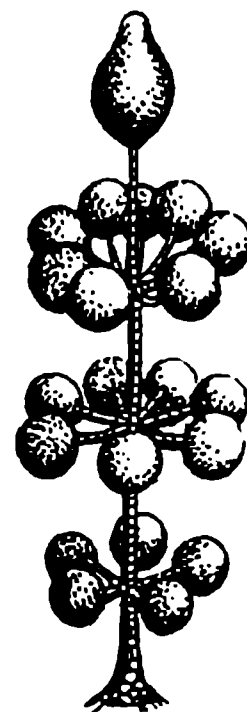


3.

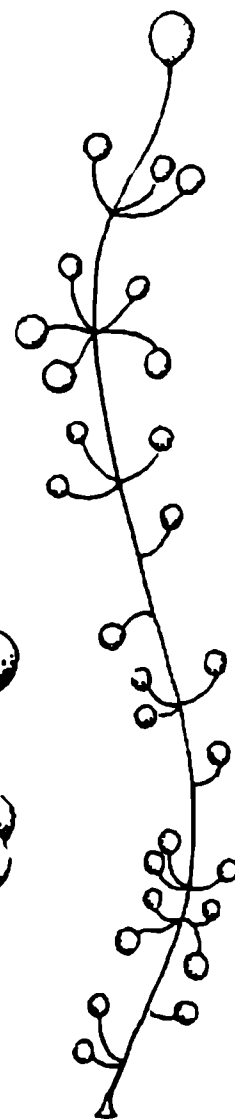
4.



5.



6.



7.

Семейство включает 3 рода – *Dictyostelium*, *Polysphondilium* и *Coenonia*, различающиеся структурой плодовых тел.

Род *Dictyostelium* Brefeld, 1869

Сорокарпы простые или различным образом ветвятся (рис.8.3-5), но ветви никогда не образуют мутовок. Дифференциация на преспоровые и предножковые клетки происходит до споруляции.

Род включает более 40 видов, различающихся по многочисленным морфологическим признакам: типу агрегации, форме псевдоплазмодия, строению стебелька, характеру ветвления, размерам и окраске плодовых тел и спор.

Самыми известными и изученными видами являются *D.mucoroides* Brefeld (фото 1-2) и *D.discoideum* Raper.

Род *Polysphondilium* Bref., 1884

Сорокарпы всегда разветвленные, причем ветви обычно образуют правильные мутовки (рис.8.6-7). Дифференциация на преспоровые и предножковые клетки происходит во время споруляции.

Род включает 7 видов, различающихся по окраске плодовых тел, размерам спор и др.

Два наиболее распространенных вида - *Polysphondilium violaceum* Brefeld и *P. candidum* Hagiwara хорошо различимы по окраске сорокарпов, фиолетовой и белой, соответственно.

Род *Coenonia* Tiegh., 1884

У представителей этого рода стебелок плодового тела расширяется на верхушке в виде чашевидного образования с зубчатыми краями, в котором находится сорус округлых желтоватых спор. Иногда сорокарпы образуют мутовки вторичных сорусов.

Род представлен единственным известным видом *Coenonia denticulata* Tiegh., описанным **Ф. ван Тигеймом** (van Tieghem) еще в 1884г. и с тех пор никогда более не наблюдавшимся. Отсутствует даже изображение этого организма. Однако описание его настолько детально, что в настоящее время признается полностью достоверным.

Тип ФИЗАРОВЫЕ - Phylum PHYSAROPHYLES Kusakin et Drozdov, 1997

(от греч. physa - нить)

= МИКСОМИЦЕТЫ

Мухомycetes Link, 1833; Мухомycota Whittaker, 1969

(от греч. муха - слизь, и mycota - грибы)

БИОЛОГИЯ

Трофическая стадия жизненного цикла физаровых слизевиков представлена жгутиковыми и амебоидными клетками, а также переходными между ними мастигамебами. Все три типа трофических клеток способны путем слияния и многократного деления ядер образовывать плазмодий. При переходе к расселительной стадии плазмодий образует плодовые тела - спорокарпы, в которых происходит эндогенное спорообразование.⁸ Спорокарпы состоят из спороносных головок, окруженных оболочкой - перидием. Иногда спорокарпы расположены на стебельке. Стебелёк, перидий и стенки спор содержат целлюлозу. Споры прорастают новыми миксамёбами и жгутиковыми клетками.

Жизненный цикл миксомицетов гаплофазный или гаплодиплофазный. Многие виды способны к хологамному половому процессу. При образовании плазмодия особи вступают в агамные отношения типа необратимой плазмодии.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТАДИЯ

Одноклеточные особи

Амебоидные клетки физаровых слизевиков обычно образуют филозные, реже лобозные псевдоподии. Жгутиковые клетки и мастигамебы несут два гетероконтных изоморфных жгутика. У

⁸ У некоторых представителей типа в спорофоре образуется только одна спора, что внешне напоминает экзогенное спорообразование.

некоторых видов один жгутик редуцирован, но в любом случае хорошо развиты обе кинетосомы, расположенные V-образно⁹. Трофические клетки миксомицетов обладают фаготрофным типом питания, но способны и к осмотрофному.

Вегетативное размножение

В благоприятных условиях одноклеточные особи способны к вегетативному размножению в форме митотического деления, которое в пределах группы может быть нескольких типов. Если в процессе митоза веретено полностью располагается внутри ядра, оболочка которого остается интактной, то имеет место закрытый ортомитоз. Если оболочка ядра разрушается на полюсах, и в этой области веретено выходит в цитоплазму, то наблюдается полуоткрытый ортомитоз. Наконец, если в ходе деления ядерная оболочка полностью разрушится, то происходит открытый ортомитоз.

Плазмодии

При слиянии и/или многократном делении ядер трофических особей образуется плазмодий. По классификации К.Д.Алексопулоса (Alexopoulos, 1960) плазмодии физаровых слизевиков разделяют на три типа: протоплазмодий, афаноплазмодий и фанероплазмодий (рис.9).¹⁰

- **Протоплазмодий** – имеет микроскопические размеры, фактически представляет собой многоядерный амебоид. Характерен для *протостелиевых*, *эхиностелиевых* и *лицеевых*.
- **Афаноплазмодий** – обычно имеет макроскопические размеры, но несколько крупнее, чем протоплазмодий. Представляет собой прозрачное образование, имеющее веерообразную, а перед споруляцией – кораллообразную форму и плохо различимую сетчатую структуру. Характерен для *стемонитовых*.

⁹ Исключение составляют представители семейства *Planoprotosteliaceae* из класса *протостелиевых*.

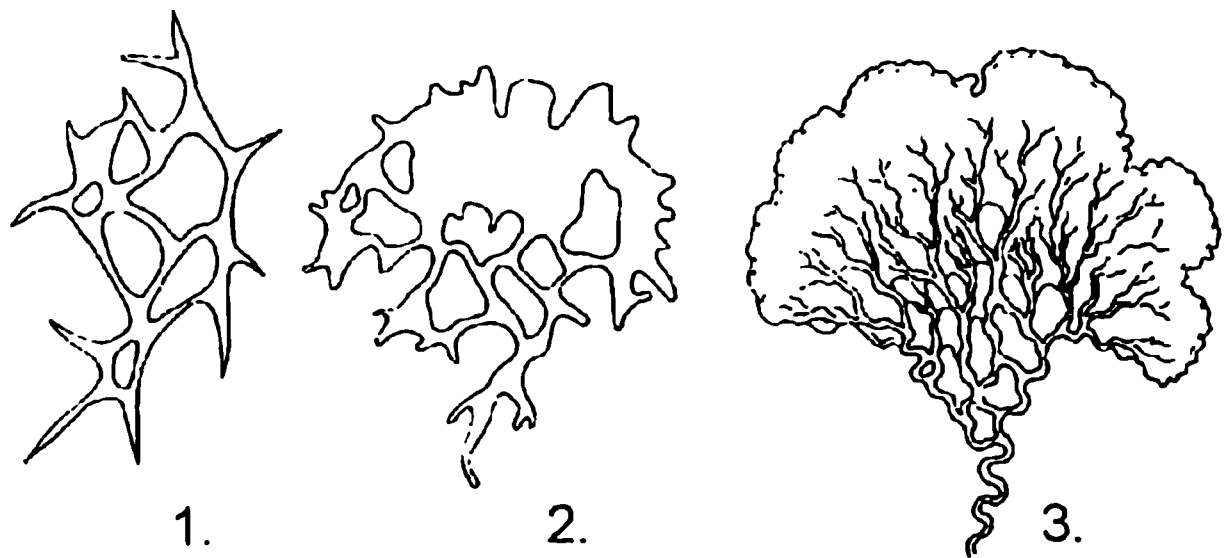


Рис.9. Типы плазмодиев физаровых слизевиков (ориг.).
1—протоплазмодий, 2—афаноплазмодий, 3—фанероплазмодий;

- **Фанероплазмодий** – часто имеет макроскопические размеры. Представляет собой плотное, часто ярко окрашенное образование, имеющее всеровидную форму и развитую сетчатую структуру. В нем присутствует система жилок, обеспечивающая ток цитоплазмы, и защитный слизистый чехол. Характерен для *лицеевых* и *физариформных*.

Для афаноплазмодия и фанероплазмодия характерны так называемые **челночные токи**, представляющие собой циклическое движение цитоплазмы.

РАССЕЛИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ

При переходе к расселительной стадии физаровые слизевики образуют плодовые тела - спорокарпы. Они очень разнообразны, могут иметь различную форму, окраску и размеры.

¹⁰ Некоторые авторы выделяют четвёртый тип плазмодия занимающий по морфологии промежуточное положение между афано- и фанероплазмодием. Это тип плазмодия характерен для трихисевых слизевиков.

Выделяют четыре основных типа спорокарпов:

- *плазмодиокарпы*;
- *спорангии*;
- *псевдоэталии*;
- *эталии*.

Плазмодиокарпы (рис. 10.1) представляют собой сидячие плодовые тела неправильной формы. При их образовании плазмодий не претерпевает морфологических перестроек и лишь покрывается оболочкой-перидием.

Встречаются у ряда представителей *лицеевых*, *трихиевых* и *физариформных* слизевиков (см. рис.21.3).

Спорангии - дифференцированные споровместилища, состоящие из спороносной головки¹¹ округлой, овальной, реже удлинённой

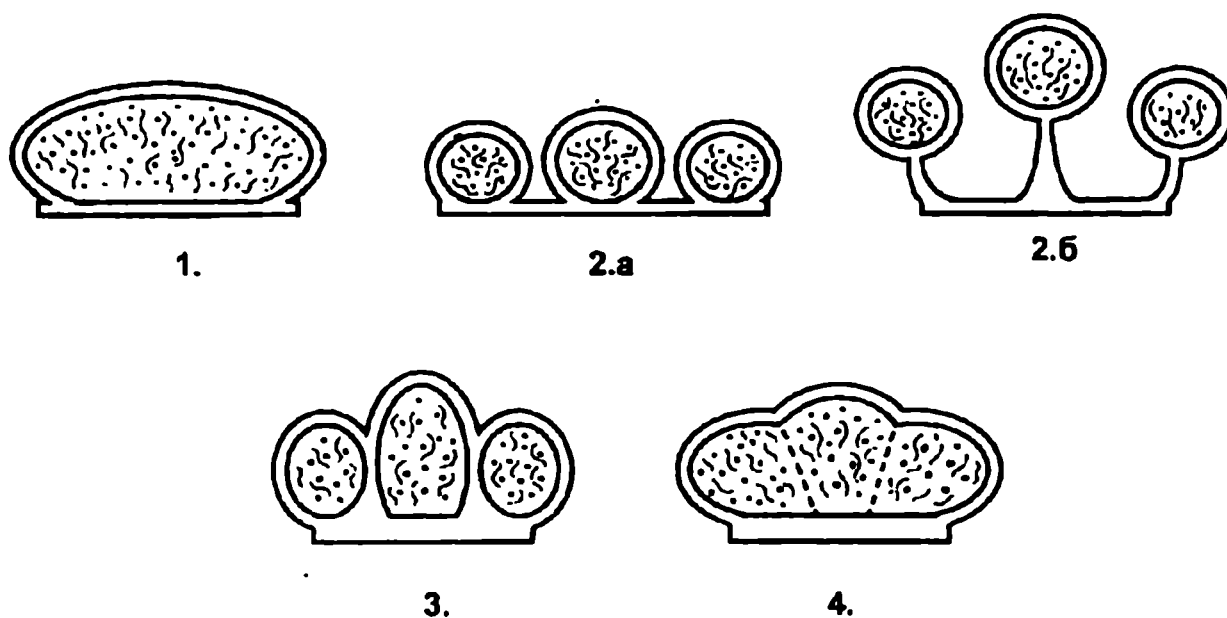


Рис.10.Типы плодовых тел физаровых слизевиков (ориг.).

1–плазмодиокарп, 2а–сидячие спорокарпы, 2б–спорокарпы на ножках, 3–псевдоэталий, 4–эталий

¹¹ Понятие «спорангий» у слизевиков может трактоваться двояко: как тип плодового тела и как спороносная часть плодового тела этого типа. Это вызывает многочисленные недоразумения, поэтому спороносную часть спорангия мы предпочитаем именовать «спороносной головкой».

формы (рис.10.2), и, иногда, стебелька, имеющего у различных групп неодинаковое строение (рис.10.3). Иногда на одном стебельке располагается несколько спороносных головок (*Metatrichia*, см. рис.21.5).

Спорангий - самый распространённый тип плодовых тел физаровых слизевиков. У *протостелиевых* и *эхиностелиевых* плодовые тела всегда принадлежат к этому типу, а у *миксогастрид* спорангии известны у представителей всех отрядов (см. рис.14, 16, 18-22).

Псевдоэталии (рис.10.4) представляют собой группу спорангиев, сросшихся боковыми стенками. Внешне псевдоэталий выглядит единым плодовым телом, но при этом спорангии в нем не теряют индивидуальности, и между отдельными споровместилищами хотя бы частично сохраняются перегородки. Псевдоэталии обычно не имеют общего покрова. Встречаются они редко, среди *лицевых* и *физариформных* слизевиков (см. рис.18.3).

Эталии (рис.10.5) – группы спорангиев, слившихся в единое крупное плодовое тело, покрытое общей оболочкой - *кортексом*. Обычно эталии не имеют стебелька. Встречаются нечасто, но известны во всех отрядах *миксогастровых* слизевиков (см. рис.18.4, 19.4, 20.3).

Строение плодовых тел миксомицетов достаточно сложно (рис.11). В основании спорокарпа часто имеется стерильное образование – *гипоталлюс* или *подслоек*. Он представляет собой часть плазмодия, не принявшую участие в образовании плодового тела, и имеет вид пленки или сеточки, расположенной у основания спорокарпа. Иногда большое число плодовых тел могут иметь общий гипоталлюс (*Ceratiomyxa*), который при этом становится сложной разветвленной структурой (см. ниже).

Внутри плодовых тел физаровых слизевиков часто находится *капиллиций* - система нитевидных образований, формируемых содержимым вакуолей плазмодия. Капиллиций способен к гигроскопическим движениям и служит для разрыхления споровой массы и рассева спор.

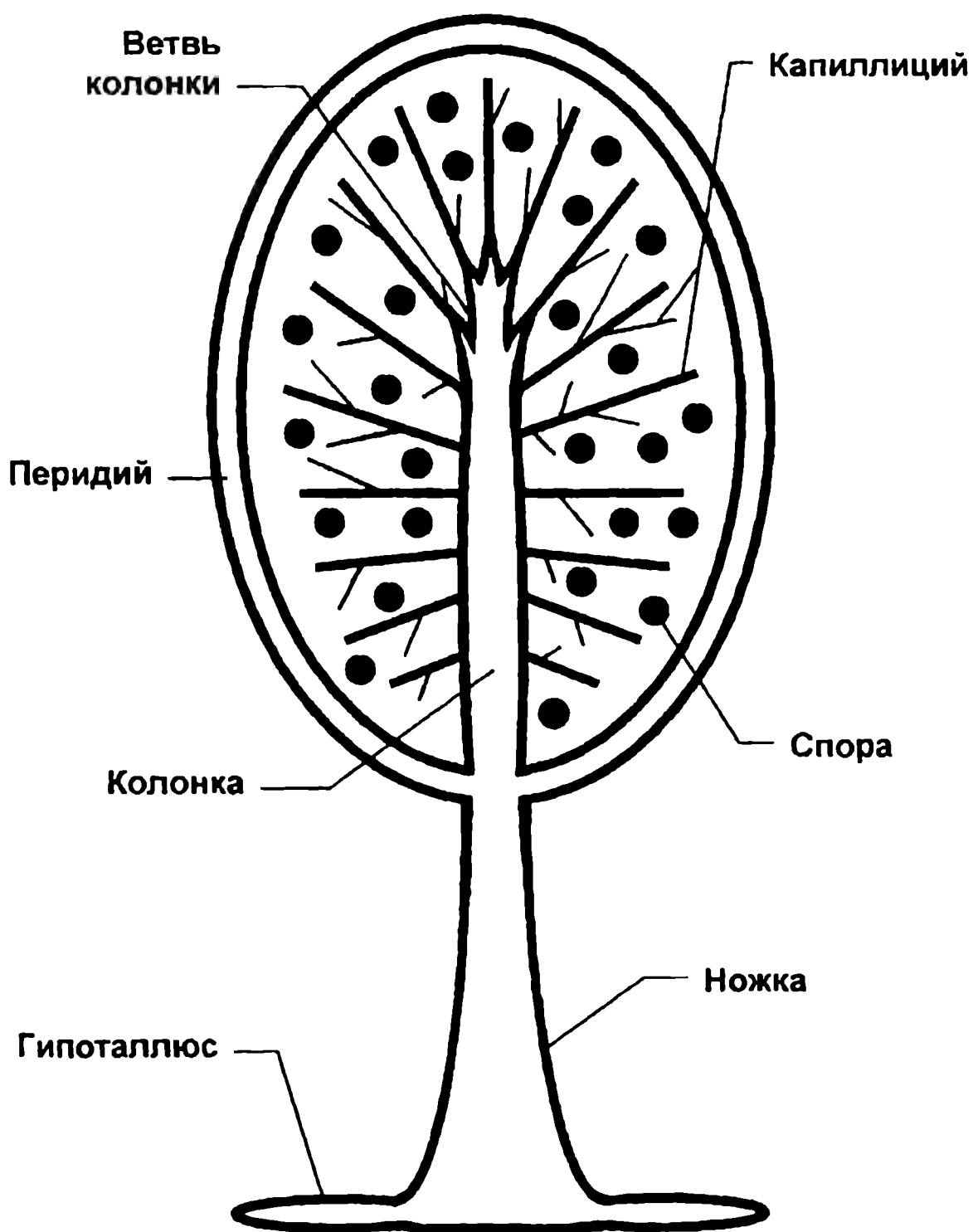
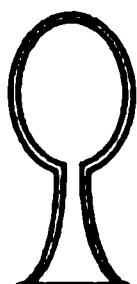


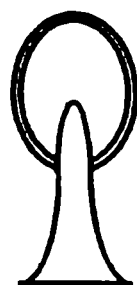
Рис.11.Строение плодового тела физаровых слизевиков (ориг.).

У видов, образующих эталии, обычно имеется ложный капиллиций или *псевдокапиллиций*. Он является остатком боковых стенок спорокарпов, формирующих эталий, или производным жилок плазмодия. Псевдокапиллиций увеличивает механическую прочность плодового тела но не участвует в разрыхлении спор. Он либо сосуществует с настоящим капиллицием (*Fuligo*), либо образуется в отсутствие последнего (*Lycogala*).

Спорофоры многих миксомицетов расположены на ножке - *стебельке*. Образование стебелька может происходить двумя способами - субгипоталлическим и эпигипоталлическим.



- **Субгипоталлический способ** - стебелек, также как и перидий, формируется из спороносного участка плазмодия, и является продолжением перидия. Этот способ характерен для *протостелид*, *эхиностелид* и части *миксогастрид*.



- **Эпигипоталлический способ** - стебелек, в отличие от перидия, формируется из стерильного участка плазмодия (гипоталлюса) и является продолжением гипоталлюса. Этот способ характерен для *миксогастрид* из порядка *стемонитовых*.

Стебелек может либо заканчиваться у основания спороносной головки, либо входить внутрь нее. Часть стебелька, находящуюся внутри спороносной головки принято называть *колонкой* (*колюмеллой*). Колонки имеют разнообразную форму - округлую, полусферическую, дисковидную, нитевидную и др. У некоторых *стемонитовых* слизевиков колонка ветвится.

Иногда внутри спороносной головки может присутствовать ложная колонка – *псевоколюмелла*. В отличие от настоящей колонки она не является продолжением стебелька, а образуется автономно, из кристаллов кальция или утолщений капиллиция.

СИСТЕМАТИКА

Миксомиицеты - первая группа слизевиков, ставшая известной науке. Дискуссии о систематическом положении слизевиков в первую очередь касались именно миксомицетов (см. выше).

Различные авторы неоднозначно понимали объем группы, иногда включая в нее диктиостелид и даже плазмодиофорид. После вынесения за пределы миксомицетов этих родственных форм, в составе типа *Physarophyles* остались *протостелиды*, *эхиностелиды* и *миксогастриды*. Эти три группы, возможно, образуют последовательный филогенетический ряд, в котором протостелиды выступают предками, а эхиностелиды и миксогастриды представляют второй и третий этапы эволюции группы.

Промежуточное положение эхиностелид было впервые показано Л.С.Олайвом и К.Стоянович (Olive, Stoianovitch, 1971). Это создало проблему определения их систематического положения, не решенную до сих пор. Сходство эхиностелид с двумя другими группами столь велико, что они обычно не рассматриваются в качестве самостоятельного класса, а объединяются различными авторами то с миксогастридами (Martin, 1960; Новожилов, 1993), то с протостелидами (Hawksworth et al., 1995). До тех пор, пока этот вопрос остается открытым, мы предлагаем рассматривать эхиностелид в качестве самостоятельного класса *Echinosteliodes*.

Основные особенности трех классов миксомицетов показаны на Табл.2:

Таблица 2

Признак	Протостелиды	Эхиностелиды	Миксогастриды
Плазмодий	прото-	прото-	прото-, афоно-, фанеро-
Спорокарп	спорангий	спорангий	спорангий, плазмодиокарп, эталлий, псевдоэталлий
Споры	1-8	2 - неск. десят.	тысячи
Капиллиций	—	-/+ обычно слабо развит	-/+ часто хорошо развит

**Класс ПРОТОСТЕЛИДЫ -
Classis PROTOSTELIIDES
Kusakin et Drozdov, 1997**

(от греч. proto - первый, и stele - столб, колонна)

**=Протостелиевые слизевики,
Protostelia L.S.Olive,
Protosteliomycetes Hawksworth et al., 1995.**

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ

Трофическая стадия жизненного цикла представлена амебоидными клетками (миксамебами); жгутиковые клетки известны не у всех видов. Одноклеточные стадии часто способны непосредственно формировать микроскопические плодовые тела. Лишь иногда они перед этим образуют надклеточные структуры типа протоплазмодиев.

Плодовые тела протостелид - спорангии. Их спороносные головки всегда расположены на стебельке, который не имеет клеточного строения и состоит из целлюлозных фибрилл. Спорангии большинства протостелид содержат одну спору, лишь у некоторых видов в спороносной головке их образуется 2, 4 или 8. Споры содержат одно или несколько ядер и прорастают миксамебами и жгутиковыми клетками.

Жизненный цикл большинства протостелид полностью проходит в гаплофазе. Только у одного вида описан хологамный половой процесс.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТАДИЯ

Одноклеточные особи

Амебоидные клетки протостелид (см. рис.2.3.б) имеют типичную для миксомицетов структуру. Они образуют псевдоподии филозного, редко лобозного типа, и содержат одно или несколько

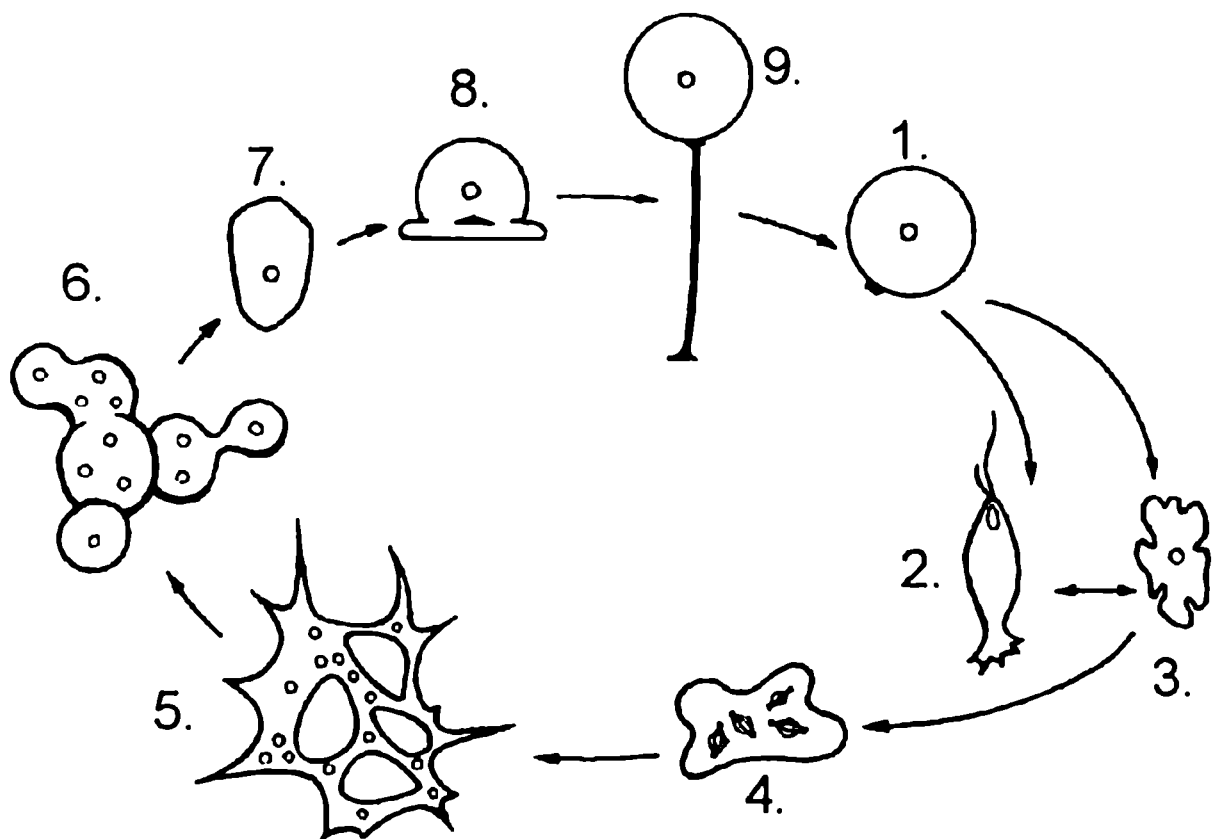


Рис.12.Жизненный цикл протостелид (по: Olive, 1975).

1–спора, 2–жгутиконосная клетка, 3–миксамеба, 4–множественный митоз, 5–протоплазмодий, 6–разделение протоплазмодия на дольки, 7–преспоровая клетка, 8–начало формирования спорокарпа, 9–зрелый спорокарп;

ядер. Наружная поверхность амeboидов покрыта гликокаликсом. На поверхности клеток *Ceratiomyxella tahitiensis* также были обнаружены овальные чешуйки, формируемые в пузырьках аппарата Гольджи. У клеток *Endostelium* выявлен сложный покров в виде неполной клеточной стенки, одсвояющей клетку лишь сверху и сзади. Морфологически и ультраструктурно амeboидные клетки протостелид очень напоминают некоторых амeб.

У многих протостелид образуются жгутиковые клетки (см. рис.2.3.а). Они цилиндрические, имеют конусовидный передний конец, несущий жгутики, и расширяющуюся хвостовую лопасть. Жгутиковые клетки протостелид имеют типичное для миксомицетов

стростие: они несут 2 изоморфных гетероконтных жгутика, лишенных мастигонем. Первый жгутик - длинный, направлен вперед, а второй - короткий, расположен у основания первого и повернут в противоположную сторону. У некоторых видов второй жгутик редуцирован, но в основании жгутикового аппарата всегда расположены две кинетосомы. У *Ceratiomyxa fruticulosa* известны как одно- так и двухжгутиковые клетки.

У *Protoporantium articulatum* показано наличие дополнительных пар жгутиков. Они обычно расположены у заднего конца клетки, и имеют такую же структуру, как и основная пара, но не способны генерировать направленное перемещение клетки.

Вегетативное размножение

Одноклеточные особи протостелид способны к вегетативному размножению путем бинарного деления. Деление ядра относится к типу открытого ортомитоза. Перед делением клетка вытягивает жгутики.

Клетки, содержащие несколько ядер, способны также подвергаться *плазматомии* - делению, в результате которого образуются неравные по объему и количеству ядер дочерние особи. Плазматомия не сопряжена с завершением процесса деления ядра и происходит спонтанно; при этом вытягивания жгутиков не происходит.

Половое размножение

Жизненный цикл протостелид проходит в гаплофазе. Половой процесс в виде изохологамного слияния одноклеточных особей достоверно обнаружен лишь у одного вида - *Ceratiomyxa fruticulosa*. Остается невыясненным, на каком этапе жизненного цикла у *Ceratiomyxa* происходит восстановление гаплоидного состояния.

Покоящаяся стадия

Амeboидные и плазмодиальные особи протостелид могут образовывать покоящиеся стадии - *цисты*. Это связано, по всей видимости, с истощением пищевых ресурсов и прочими неблагоп-

риятными условиями. Прорастание цист - *эксцистирование* - происходит сразу, как только условия вновь становятся благоприятными.

Плазмодии

У некоторых видов протостелид одноклеточные особи могут образовывать протоплазмодий. Агрегация клеток для протостелид не характерна и протоплазмодий образуется благодаря множественным делениям ядра миксамёбы (рис.12.4-5). Деления ядер в плазмодии являются более-менее синхронными (по крайней мере, в отдельных его участках). Протоплазмодий не имеет жилкования и челночных токов цитоплазмы и лишь изредка может обладать сетчатой структурой (*Schizoplasmodiopsis*) или вееровидной формой (*Ceratiomyxella*).

РАССЕЛИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ

Споруляция

При переходе к расселительной стадии, у протостелид, не образующих плазмодий, любая из трофических особей может непосредственно становиться плодовым телом. У плазмодиальных же видов, перед началом спорообразования плазмодий приобретает лопастную или дольчатую форму (рис.12.6). Отдельные дольки затем обособляются в виде самостоятельных клеток, которые получили название *преспоровых клеток* или *проспор* (рис.12.7). Каждая преспоровая клетка далее развивается в отдельный спорокарп.

Приступая к формированию спорокарпа, трофическая особь или преспоровая клетка приобретают полусферическую форму: цитоплазма постепенно концентрируется в центре, покидая все более утончающуюся красную зону. На поверхности клетки появляется тонкая защитная оболочка, препятствующая высыханию. В базальной части клетки дифференцируется участок цитоплазмы, получивший название *стелиоген*. Этот

участок начинает секретировать трубчатую (полую внутри) ножку, состоящую из целлюлозных фибрилл (рис. 12.8). По мере роста ножки, протопласт с ядром поднимается над поверхностью субстрата. Ножка образуется субгипоталлическим путем. Когда она достигает окончательной длины, протопласт окружается плотной оболочкой и становится спороносной головкой (рис. 12.9). При созревании головки, в ней могут происходить митотические деления ядра, приводящие либо к развитию одной многоядерной споры, либо к формированию нескольких одно- или многоядерных спор. Весь процесс споруляции обычно занимает 30 - 60 минут.

Плодовые тела

Плодовые тела протостелид - микроскопические спорангии. Обычно они образуются отдельно друг от друга, реже собраны плотными группами (*Shizoplasmodiopsis*). У представителей рода *Ceratiomyxa* многочисленные спорокарпы расположены на гигантском разветвленном или ячеистом гипоталлюсе, называемом здесь *спороносными рожками*, или *споровой колонной* (см. рис. 14.12). Спороносные рожки формируются из протоплазмодия еще до образования преспоровых клеток.

Как и у других миксомицетов, спороносные головки протостелид окружены оболочкой - перидисм. Однако, вследствие очень небольшого числа спор, содержащихся в головке, перидий протостелид либо прирастает к оболочке спор, либо разрушается очень рано, и тогда созревшие споры сидят непосредственно на стебельке плодового тела.

Спорокарпы протостелид обычно несут одну единственную спору, но у некоторые видов они содержат 2, 4 или даже 8 спор. Споры могут быть сферическими, эллипсоидными или грушевидными; их оболочка у некоторых видов скульптурирована (*Schizoplasmodiopsis*).

Стебелек плодового тела у разных видов достигает от 3 мкм (*Cavostelium*) до 240 мкм (*Ceratiomyxella*), он может быть прямым, согнутым или извилистым.

По способам отделения от стебелька споры разделяют на три группы.

- **неоппадающие** - освобождаются только при разрушении стебелька (*Protosteloipsis*)
- **пассивно-оппадающие** - отделяются от стебелька только при механическом воздействии (*Cavostelium*)
- **активно-оппадающие (сбрасываемые)** - отделяются от стебелька активно, после созревания (*Ceratiomyxa*).

Отсоединение опадающих спор от спорокарпа обычно происходит с помощью специальной отделительной структуры - **апофизы**, располагающейся на вершине стебелька. Апофиза может быть чашевидной, копьевидной, или иметь вид небольшого вздутия.

Schizoplasmodium cavostelioides имеет необычное приспособление для рассеивания спор. Вскоре после созревания между стенкой споры и оболочкой спорокарпа у этого вида появляется **газовый пузырек**, который увеличивается в объеме, достигая иногда размеров самой споры. Затем происходит разрыв оболочки пузырька, в результате чего спора высвобождается, отлетая от спорокарпа в горизонтальном направлении.

Споры подавляющего большинства протостелид способны прорасти без периода покоя, высвобождая амебоидные или жгутиконосные клетки (рис. 12.1-3).

Проращение спор

Проращение спор у протостелид имеет некоторые особенности, и у различных видов происходит неодинаково. В настоящее время известно два основных типа проращения спор.

I тип (рис. 13.1). Описан у *Protosporangium bisporum*. Спорокарп этого вида содержит две двуклеточные споры. При проращении споры, в ней происходит два синхронных деления ядер, в результате чего образуются 8 одноклеточных жгутиковых клеток, дающих начало амебоидным трофическим особям.

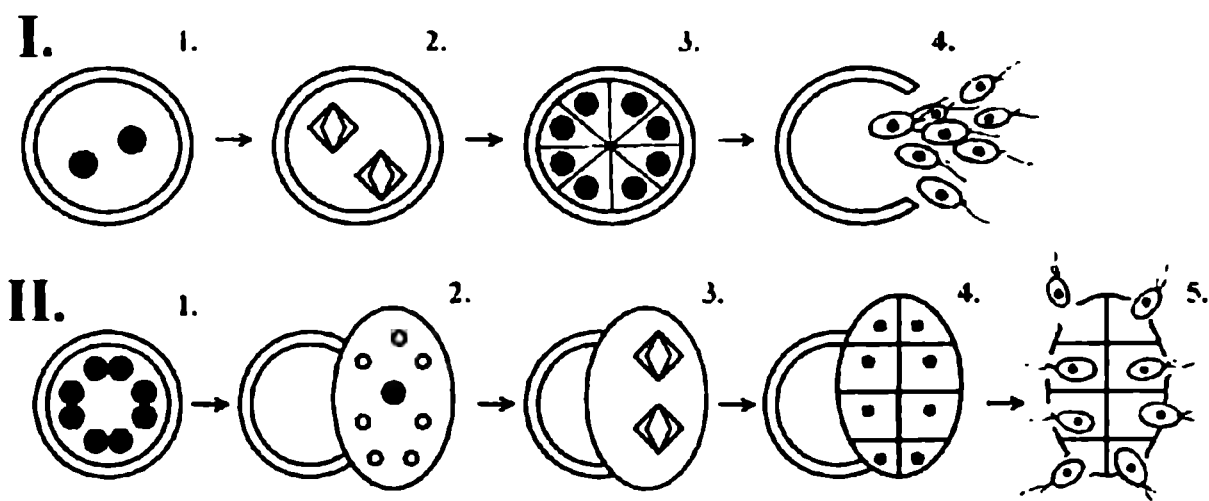


Рис.13.Типы проростания спор протостелид (по: Olive, Stoianovitch, 1972; Olive, 1975; с изм.).

I.- Первый тип: 1–двухядерная спора, 2–два митотических деления, 3–разделение протопласта на восемь частей, 4–высвобождение восьми жгутиконосных клеток; II.-второй тип: 1–восьмиядерная спора, 2–формирование зооцисты из восьми слившихся протопластов, 3– два митотических деления, 4–деление зооцисты на восемь клеток, 5– прорастание зооцисты восемью жгутиконосными клетками;

II тип (рис.13.II). Описан у *Ceratiomyxella tahitiensis*. Спорокарп этого вида содержит одну восьмиядерную спору, которая прорастает восемью амёбоидными клетками. Вскоре после высвобождения, амёбоиды сливаются и покрываются общей оболочкой, формируя востмиядерную цисту - **зооцисту**. Все ядра в зооцисте, кроме одного, дегенерируют. Оставшееся ядро обычно претерпевает 3 последовательных митотических деления, сопровождаемых цитокинезом, в результате чего образуется 8 одноядерных жгутиковых особей. В дальнейшем, каждая из них способна давать начало многоядерному плазмодию.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Представители протостелид обитают во влажных затенённых биотопах. Встречаются они в лесной подстилке, на мёртвой древесине и коре деревьев, реже на бытовом мусоре и помёте животных. Питаются протостелиды преимущественно бактериальными организмами, но, кроме того, многие способны фагоци-

тировать клетки дрожжей и споры различных грибов. В некоторых случаях отмечается канибализм.

Своеобразный способ питания был описан у *Ceratomyxella tahitiensis*, *Nematostelium gracile* и *Schizoplasmodium cavostelioides*. Эти протостелиды вызывают образование округлых отверстий в стенках дрожжевых и водорослевых клеток. Выпуская в образовавшееся отверстие псевдоподию, они с ее помощью поглощают участки клеточного протопласта, включая их в относительно крупные пищевые вакуоли. Затем псевдоподия втягивается обратно, оставляя от подвергшейся нападению клетки лишь пустую оболочку. Аналогичное поведение известно лишь у некоторых инфузорий и филозных амёб.

О географическом распространении и экологии протостелид известно очень мало. Большинство видов, найденных в зоне умеренного климата, отмечены также и в тропиках. К протостелидам с очень широким арсалом можно отнести *Ceratomyxa fruticulosa*, которая встречается практически во всех природно-климатических зонах.

Большинство протостелид сложно собирать и коллекционировать. Обычно плодовые тела получают на заранее собранных субстратах методом влажной камеры. Недавно, однако, был разработан и специализированный метод сбора этих организмов.

СИСТЕМАТИКА

Из-за микроскопических размеров плодовых тел и их эфемерности протостелиды длительное время находились за пределами внимания ученых. В конце XIX в. И. Шрётер (Schroeter, 1889) описал макроскопический вид *Ceratomyxa fruticulosa*, включенный им в состав миксогастрид. Микроскопические протостелиды были открыты много позже, 1962 г. Вскоре автор этого открытия, Л.С. Олайв (см. выше), объединил макро- и микроскопические

¹² Третье семейство, *Ceratomyxida (-aceae)*, отличается структурой спороношений. Его морфологическая специфичность несомненна

виды протостелид в единый класс. В соответствии с системой Олайва (Olive, 1970), этот класс включает один отряд *Protosteliiformes* (= *Protostelia* L.S.Olive, 1970), разделяющийся на три семейства, два из которых отличаются наличием или отсутствием жгутиконосных стадий¹².

Вполне возможно, что образование безжгутиковых протостелид происходило в ходе эволюции неоднократно, так что использование этого признака для построения филогенетической системы оказывается нежелательным. Поэтому, в основу разделения протостелид на семейства мы положим структуру спорокарпа. Филогенетическая значимость этого критерия представляется нам более вероятной.

При внесении изменений в систему Олайва, мы сохраняем разделение отряда *Protosteliiformes* на три семейства, но вносим в диагнозы и состав двух из них некоторые изменения.

Семейство *Protosteliaceae* L.S. Olive, 1962 emend. nov.

Спорокарпы одиночные, гипоталлус не развит. В плодовом теле образуется до 8 спор. Стебелек спорокарпа тонкий или с локальными утолщениями, часто изогнутый или извилистый, без чашевидной апофизы. В жизненном цикле отсутствуют жгутиковые стадии, единственное исключение составляет род *Protosporangium*.

Семейство включает 8 родов.

Род *Protostelium* L.S.Olive et Stoian. 1960 (рис.14.1). Спора одна, сферическая или грушевидная, активно- или пассивно-оппадающая. Стебелёк длинный, тонкий, прямой или несколько изогнутый, с копьевидной апофизой. Трофическая стадия - миксамсба; жгутиковые клетки неизвестны.

Род *Protosteliopsis* L.S.Olive et Stoian. 1966 (рис.14.2). Спора одна, сферическая, неоппадающая. Стебелёк мощный, с грубой шероховатой поверхностью, в воде разрушается. Трофическая стадия - миксамсба; жгутиковые клетки неизвестны.

Род *Clastostelium* L.S.Olive et Stoian. 1977 (рис.14.3). Спор 2 - (4). Стебелёк короткий, нижняя его четверть сильно утолщена, верхняя часть – изогнута и вздута посередине. Трофическая стадия - миксамеба; жгутиковые клетки неизвестны.

Род *Protosporangium* L.S.Olive et Stoian. 1972 (рис.14.4). Спор (1)-2-4-(8), неоппадающие. Стебелёк длинный, тонкий, извилистый, без апофизы. Трофическая стадия - миксамебы и жгутиковые клетки.

Род *Microglomus* L.S.Olive et Stoian. 1977 (рис.14.5). Спора одна, двух- реже четырёхклеточная. Стебелёк короткий, толстый, к вершине резко сужающийся. Трофическая стадия - миксамеба; жгутиковые клетки неизвестны.

Род *Schizoplasmodiopsis* L.S.Olive 1967 (рис.14.6, фото 3-4). Спора одна, сферическая, пассивно опадающая при механическом воздействии. Оболочка споры скульптурирована. Стебелёк прямой, короткий или длинный; трофическая стадия представлена сетчатым протоплазмодием; жгутиковые клетки неизвестны.

Семейство Cavosteliaceae L.S.Olive, 1964 emend. nov.

Спорокарпы одиночные, гипоталлус отсутствует. В плодовом теле всегда образуется одна спора. Стебелек спорокарпа мощный, прямой, равномерно утолщенный, с чашевидной апофизой. Жгутиконосные стадии в жизненном цикле имеются или отсутствуют.

Семейство *Cavostelidae* включает 4 рода.

Род *Cavostelium* L.S. Olive 1964 (рис.14.7). Спора одна, сферическая, пассивно-опадающая. Оболочка споры скульптурирована. Стебелёк очень короткий и толстый. Трофическая стадия - миксамебы и жгутиковые клетки.

Род *Ceratiomyxella* L.S. Olive et Stoian. 1971 (рис.14.8).
Спора одна, сферическая или овальная, пассивно-опадающая. Стебелёк длинный, относительно мощный, прямой. Трофическая стадия - протоплазмодий; известны жгутиковые клетки.

Род *Schizoplasmodium* L.S.Olive et Stoian. 1966 (рис.14.9).
Спора одна, сферическая, активно-опадающая. Стебелёк короткий, прямой, к основанию заметно расширен. Трофическая стадия - протоплазмодий; жгутиковые клетки неизвестны.

Род *Nematostelium* L.S.Olive et Stoian. 1970 (рис.14.10).
Спора одна, сферическая или овальная, пассивно опадающая при движении воздуха. Стебелёк длинный, прямой, относительно мощный. Трофическая стадия - протоплазмодий, имеющий веревковидную форму; жгутиковые клетки неизвестны.

Семейство *Ceratiomycaceae* J.Schroet., 1889

Протоплазмодий формирует спороносные рожки - видоизмененный гипоталлюс, имеющий вид системы разветвлённых веточек, гладкой или ячеистой полусферы, либо сферы на ножке. На спороносных рожках образуется до нескольких тысяч спорокарпов. Каждый спорокарп содержит одну спору. Структура плодового тела близка к таковой у представителей семейства *Cavosteliaceae*. В жизненном цикле имеются жгутиковые стадии.

Семейство *Ceratiomycaceae* традиционно относили к классу *миксогастровых* слизевиков. При этом, спороносные рожки рассматривались не как гипоталлюс, а как плодовое тело, а односпоровые спорокарпы считались отдельными спорами, образующимися на поверхности плодового тела, т.е. экзогенно. В последнее время, благодаря технике электронной микроскопии, получены доказательства эндогенности спорообразования у *Ceratiomycidae* и близости этого семейства к протостелидам и в особенности к семейству *Cavostelidae*.

Семейство включает 1 род.

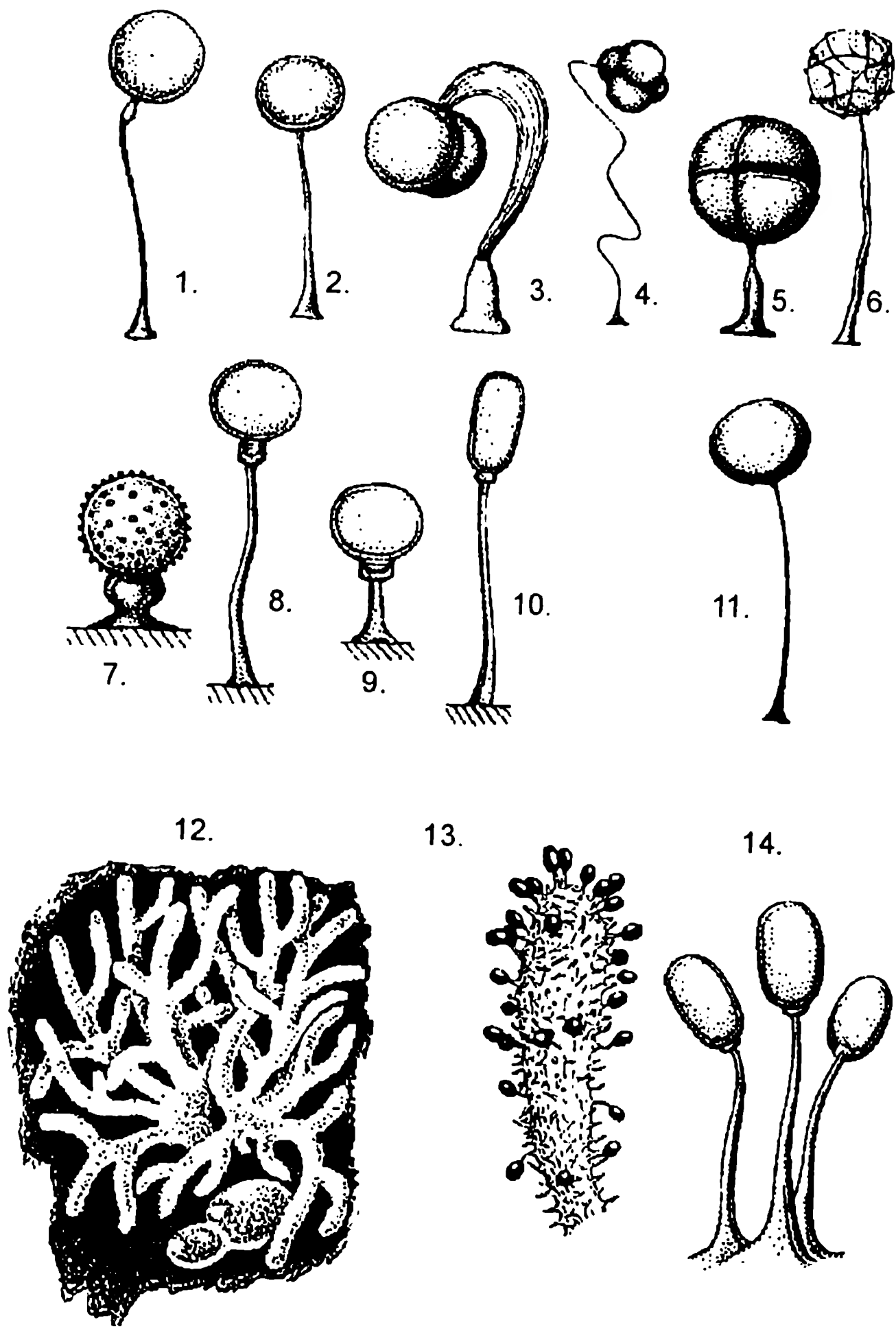


Рис.14.

Род *Ceratiomyxa* J.Schroet., 1889 (рис.14.12-14). Спора в спорокарпе одна, эллипсоидная, сростается с перидием, активно-оппадающая. Стебелёк длинный, прямой, мощный, с чашевидной апофизой. Спороносные рожки - белые, жёлтые или розоватые.

C. fruticulosa является наиболее хорошо изученным и широко распространенным видом рода. Встречается повсеместно на гнилой древесине или на лесной подстилке. Спороносные рожки этого вида представляют собой ветвящиеся выросты или ячеистую полусферу (фото 5-10)

Ceratiomyxa – единственный род протостелид у которого обнаружен половой процесс, но он остаётся еще плохо изученным.

Дополнение к классу Протостелиевых: Семейство Планопротостелиевые

F a m i l i a i n c . s e d i s Planoprotosteliaceae stat. nov.

У представителей этого семейства жгутиковые клетки обладают своеобразной морфологией и ультраструктурой, уникальной не только среди протостелид, но и в царстве миксобиионтов (см. рис.2.4). Форма этих клеток не цилиндрическая, а веретеновидная; они часто образуют филозные псевдоподии и соответственно, являются скорес мастигамсбами, нежели типичными жгутиковыми клетками.

Рис.14.Представители протостелид (по: Schroeter, 1889; Olive, 1975; Spiegel et al., 1986)

Семейство Protosteliaceae: 1–*Protostelium* sp., 2–*Protosteliopsis* sp.; 3–*Clastostelium* sp., 4–*Protosporangium* sp., 5–*Microglomus* sp., 6–*Schizoplasmodiopsis* sp., Семейство Cavosteliaceae: 7–*Cavostelium* sp., 8–*Ceratiomyxella* sp., 9–*Schizoplasmodium* sp., 10–*Nematostelium* sp.; Семейство Planoprotosteliaceae: 11–*Planoprotostelium* sp.; Семейство Ceratiomyxaceae: 12–общий вид спороносных рожек *Ceratiomyxa fruticulosa*., 13–апекс спороносного рожка *Ceratiomyxa fruticulosa*: видны спорокарпы, 14–отдельные спорокарпы *Ceratiomyxa fruticulosa*;

Жгутик один, причем в основании жгутикового аппарата присутствует лишь одна кинетосома, что свидетельствует о первичном отсутствии характерной для протостелид жгутиковой пары. Иногда образуются дополнительные одиночные жгутики, также с единственной кинетосомой в основании.

Планопротостелиевые до сих пор не изучены молекулярно-генетическими методами. Они обладают значительным морфологическим и биологическим сходством с остальными протостелидами, и поэтому, длительное время рассматривались как типичные представители этого класса. Однако, это сходство, повидимому, носит исключительно конвергентный характер, поскольку структура жгутикового аппарата планопротостелиевых однозначно свидетельствует об их глубокой обособленности от настоящих протостелид. Скорее всего планопротостелиевые не только не родственны протостелидам, но и вообще не относятся к физаровым слизевикам. Мы возводим эту группу в ранг семейства, и рассматриваем как дополнение к классу протостелид, поскольку в настоящее время еще не ясно, каково истинное положение планопротостелиевых в системе органического мира.

Семейство включает единственный род.

Род *Planoprotostelium* L.S.Olive et Stoian. 1971 (рис.14.11). Спора одна, сферическая или грушевидная, активно- или пассивно-оппадающая. Стебелёк длинный, тонкий, прямой или изогнутый; иногда образует копьевидную апофизу.

Морфологически близок к роду *Protostelium*, но отличается от него наличием мастигамебоидных клосток.

Класс ЭХИНОСТЕЛИДЫ -
Classis ECHINOSTELIIDES stat. nov.
 (от греч. echinos - еж, и stele - столб, колонна)
= Эхиностелиевые слизевики
Echinosteliales Martin, 1961

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ

Трофическая стадия жизненного цикла эхиностелиевых слизевиков представлена миксамсбами и жгутиковыми клетками, последние известны не у всех видов (см. рис.2 и 15.2-3). Структура жгутиковых клеток близка к таковой у миксогастрид. При переходе к расселительной стадии, одноклеточные особи формируют протоплазмодии. Для эхиностелид, также как и для протостелид, в целом не характерна агрегация клеток, и плазмодий образуется путем многократного деления ядер одноклеточной особи (15.3-4).

Плодовые тела, формируемые протоплазмодием эхиностелид, - мелкие спорангии (рис. 15.6-7). Их спороносные головки - сфери-

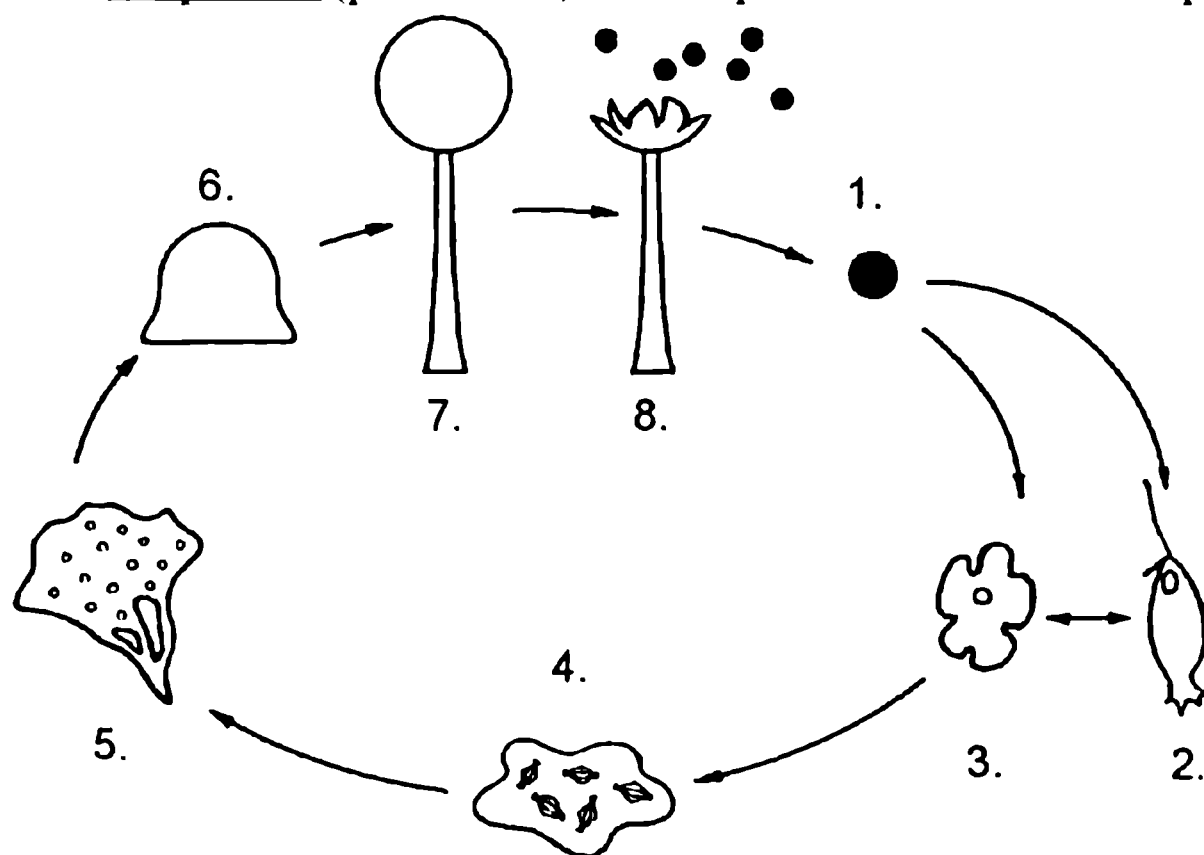


Рис.15. Жизненный цикл эхиностелид (ориг.).

1-спора, 2-жгутиконосная клетка, 3-миксамеба, 4-множественный митоз, 5-плазмодий, 6-формирование спорокарпа, 7-зрелый спорокарп, 8-высвобождение спор;

ческие, покрыты перидием, и всегда расположены на стебельке, достигающим иногда 1,5 мм в высоту. Стебелек тонкий, прозрачный, заполнен гранулярным материалом; образуется суб-гипоталлическим путем. У большинства видов в спороносной головке имеется колонка - цилиндрическая, веретеновидная, линзовидная или в виде полусферы. Иногда «колонка» представляет собой спору, прикрепленную к ножке и не отделяющуюся от нее даже при созревании (фото 13). Капиллиций развит слабо и присутствует лишь у немногих представителей. Он имеет вид одной или нескольких маловетвящихся нитей, отходящих от окончания колонки или ножки (см. рис.16.2-4); иногда нити капиллиция образуют сеточку (см. рис.16.1). Перидий либо сохраняется вплоть до созревания спор, либо почти полностью разрушается, оставаясь лишь в виде воротничка на вершине стебелька. Иногда оболочки спор ослизняются, и, сливаясь, образуют вокруг споровой массы общий слизистый чехол, заменяющий перидий после его разрушения (см. рис.16.5).

В спороносной головке образуется от 2 до нескольких десятков мелких спор. Споры сферические, реже полигональные, бесцветные или окрашенные; высвобождаются пассивно после разрушения перидия (рис.15.8). Оболочки спор гладкие или орнаментированы шипиками и утолщениями. Диаметр спор часто в несколько раз превосходит диаметр стебелька.

Жизненный цикл эхиностелид, вероятно, гаплодиплофазный. Половой процесс изучен недостаточно.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ

Распространены эхиностелиды повсеместно, но наиболее часто встречаются на растительных остатках в лесах умеренной зоны. По экологическим параметрам эхиностелиды очень близки к протостелидам.

Плодовые тела эхиностелид весьма эфемерны и поэтому их изучение обычно проводится методом влажной камеры. Собранные образцы часто теряют споры, поэтому рекомендуется сохранять их в постоянных препаратах.

СИСТЕМАТИКА

Длительное время эхиностелиды рассматривались в пределах миксогастрид, в рамках семейства *стемонитовых*. В 1960 г. Дж.В.Мартин (Martin), изучив формирование стебелька у эхиностелид, показал, что оно осуществляется субгиноталлическим путем, в то время как у стемонитовых - эпигиноталлическим. В связи с этим Мартин вынес эхиностелид в самостоятельный отряд (порядок). В 1972г. Л.С.Олайв и К.Стойнович (см. выше) предложили рассматривать эту группу как связующее звено между протостелиевыми и миксогастровыми слизевиками.

Исследования ультраструктуры эхиностелид с одной стороны показали принципиальное единство плана стросния клетки в пределах группы, но с другой - выявили интересную особенность стросния ядра у представителей рода *Echinosteliopsis*. Напомним, что у всех миксомицетов, включая эхиностелид, ядро содержит всего одно центральное ядрышко (см. рис.2.5.б). Между тем, у *Echinosteliopsis* ядрышек несколько, и они занимают периферическое положение, что сближает их с *диктиостелидами* (см. рис.2.5.в). Таксономическая значимость этого признака дискуссионна, и признается далеко не всеми авторами. Л.С.Олайв (Olive, 1970) считал этот критерий достаточным для возведения рода *Echinosteliopsis* в ранг самостоятельного отряда. Мы сохраняем за *Echinosteliopsis* этот ранг, но, рассматривая эхиностелид в статусе класса, включаем в него и отряд *эхиностелиопсидовых*.

Отряд Эхиностелииформные - *Echinosteliiformes* nom. typif. =*Echinosteliida* Olive, 1975

Эта группа включает подавляющее большинство видов эхиностелид, поэтому характеристика класса в полной мере применима и к данному отряду. У представителей *Echinosteliiformes*, как и у других миксомицетов, ядро имеет одно центральное ядрышко. На трофической стадии присутствуют жгутиконосные клетки.

В отряд входят 2 семейства, отличающиеся структурой плодовых тел.

Семейство Echinosteliaceae **Rostaf., 1873**

При созревании спор перидий разрушается, лишь иногда сохраняется на верхушке стебля в виде чашечки. В семействе имеется единственный род - *Echinostelium*.

Род *Echinostelium* de Bary, 1873 (рис.16.1-2, фото 11-13). Споры гладкие, шаровидные или многогранные, белые, кремовые, иногда розовато-коричневые. У большинства видов имеется капиллиций. В мире известно около 20 видов этого рода.

Характерный представитель - *Echinostelium minutum* de Bary. Капиллиций хорошо развит, дихотомически или нерегулярно ветвится. Спорокарпы до 0,5 мм высотой.

Семейство Clastodermataceae **Alexop. et T.E. Brooks, 1971**

Перидий после созревания спорангия исчезает или сохраняется в виде лепестковидных долек, прикрепленных к капиллицию, а также в форме воротничка в основании спорангия. В области контакта с перидием нити капиллиция могут образовывать расширения, которые сохраняются даже при полном разрушении перидия.

В семействе описано 2 рода.

Род *Clastoderma* Blytt., 1880. Нити капиллиция ветвящиеся, заканчиваются пластинчатыми, округлыми или многоугольными расширениями. Перидий после созревания спор разрушается или сохраняется в виде чашечки. Известно 4 вида.

Характерный представитель - *Clastoderma debaryanum* Blytt. (рис.16.3). Нити капиллиция анастомозируют и ветвятся, образуют на концах округлые расширения. Ножка двухчастная: верхняя четверть - тонкая и прозрачная, нижняя часть - утолщенная и непрозрачная. Высота спорокарпа - до 1,3 мм.

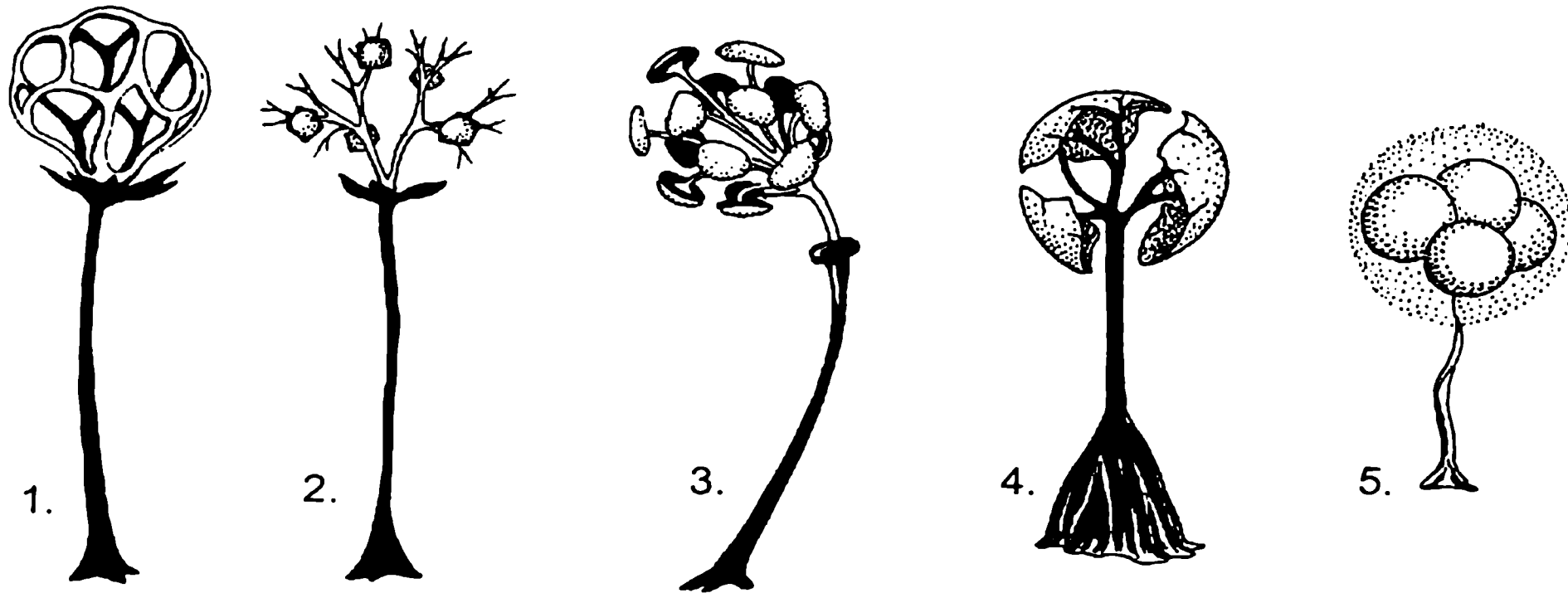


Рис.16.Представители эхиностелид (по: Lister, 1925; Reinhardt et Olive, 1967; Новожилов, 1993).

1–*Echinostelium cribrarioides*, 2–*Echinostelium minutum*, 3–*Clastoderma debaryanum*, 4–*Barbeyella minutissima*, 5– *Echinosteliopsis* sp;

Род *Barbeyella* Meyl., 1914

Нити капилиция не встываются и не заканчиваются расширениями. Перидий после созревания спор сохраняется в виде крупных обрывков, прикрепленных к нитям капилиция.

Включает единственный вид - *Barbeyella minutissima* Meyl. (рис. 16.4). Перидий коричневый или фиолетовый, иногда с металлическим блеском. Ножка расширена у основания. Высота спорокарпа - до 1 мм.

Отряд Эхиностелиопсиды - **Echinosteliopsiiformes** **nom. typif.** **=Echinosteliopsida Olive, 1970**

Эта немногочисленная группа достоверно включает лишь один род с одним видом¹³. Главной особенностью эхиностелиопсид является присутствие в ядре нескольких перефирических ядрышек (см. выше). На трофической стадии жизненного цикла отсутствуют жгутиконосные клетки. В целом, жизненный цикл и морфология плодовых тел близки к таковым в отряде эхиностелиеформных.

Род *Echinosteliopsis* Reinhardt et Olive, 1967 (рис. 16.5). Спорокарпы одиночные. Спороносная головка на коротком стебельке, сужающемся к верхушке. Перидий разрушается очень рано, и споры остаются погруженными в общую слизистую капсулу. Спор (1)-4-(8).

¹³ - Олайв (Olive, 1970) относит к эхиностелиопсидам также монотипный род *Bursulla*, описанный Сорокиным в 1876 г., с тех пор никогда не наблюдавшийся. Однако, этот род настолько мало изучен, что определить его систематическое положение (а также подтвердить сам факт его существования) в настоящее время не представляется возможным.

**Класс МИКСОГАСТРИДЫ -
Classis MYXOGASTRIODES
Kusakin et Drozdov, 1997**

(от греч. *myxa* - слизь, и *gaster* - желудок)

**=Миксогастровые слизевики,
Myxogastres Fries, 1829**

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ

Трофическая стадия жизненного цикла представлена миксамебами, жгутиковыми клетками и переходными мастигамебами. Одноклеточные особи способны к изогамному половому процессу; сливаясь они образуют диплоидные клетки, которые, путем многократного деления ядер и слияния с другими особями, формируют плазмодии. В неблагоприятных условиях одноклеточные особи и плазмодии способны переходить в состояние покоя.

При переходе к расселительной стадии плазмодий преобразуется в плодовое тело - спорокарп, представленный у миксогастрид всеми четырьмя типами. В спорокарпах содержатся тысячи спор. При спорообразовании происходит восстановление гаплоидной фазы. Споры как правило одноядерные, прорастают миксамебами и жгутиковыми клетками.

Жизненный цикл миксогастрид гаплодиплофазный.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТАДИЯ

Одноклеточные особи

При прорастании споры (рис.17.1), из нее выходит от одной (обычно) до восьми одноядерных клеток. Как и у других миксомицетов, в условиях повышенной влажности эти клетки являются жгутиконосными (рис.17.2), при недостатке влаги - амeboидными (рис.17.4); часто образуются и мастигамебы (рис.17.3). Жгутиковые клетки миксогастрид имеют типичную для миксомицетов морфологию, и обычно несут два гетероконтных

изоморфных жгутика, лишенных мастигонем (см. рис.2.6.а). У некоторых видов выявлено наличие дополнительных пар жгутиков.

Половой процесс

Одноклеточные особи большинства миксогастрид способны к попарному слиянию с образованием диплоидной зиготы. Половой процесс этих слизевиков, таким образом, представляет собой типичную изохологамию (рис. 17.6) Для приобретения способности вступать в половое взаимодействие клетки миксогастрид вегетируют 10-18 часов. По истечении этого срока особи приобретают физиологическую компетентность к осуществлению полового процесса. Ее достижение связано с выделением ими в окружающую среду неизвестного химического фактора.

В ходе полового процесса копулировать могут как амебоидные, так и монадные клетки; также возможна копуляция амебоидной клетки с монадной. Большинство миксогастрид гетероталличны, и к половому взаимодействию у них способны лишь генетически-разнокачественные особи.

Через несколько минут после копуляции следует слияние ядер, в результате которого образуется диплоидная зигота (рис.17.7). Зигота не переходит в состояние покоя, и непосредственно даст начало плазмодию.

У некоторых видов плазмодий может формироваться из гаплоидных клеток, без полового процесса (*Physarum polyserphalum*). Подобный тип развития можно трактовать как апомиксис (развитие без оплодотворения). При этом, в большинстве

Рис.17.Жизненный цикл миксогастрид (ориг.).

1—спора, 2—жгутиконосная клетка, 3—мастигамеба, 4—миксамеба, 5—микроциста, 6—хологамный половой процесс, 7—диплоидная миксамеба, 8—множественный митоз, 9—агрегация миксамеб, 10—плазмодий: видны диплоидные (черные) и гаплоидные (белые) ядра, 11—фрагментация плазмодия, 12—сферулы, 13—«склероций», 14—мейоз и образование преспоровых клеток, 15—формирование спорофора и высвобождение спор;

случаев, в молодом плазмодии происходит эндомитоз, в результате которого ядра диплоидизируются. В отсутствии же эндомитоза образуется гаплоидный плазмодий.

Плазмодии

Формирование плазмодия происходит двояко: путем многократных делений ядер зиготы, сопровождающихся увеличением объема цитоплазмы (рис.17.8), и путем слияния одноядерных зигот, молодых и зрелых плазмодиев, в любых сочетаниях (рис.17.9). При таких слияниях может происходить объединение в одном плазмодии ядер, имеющих разнокачественные геномы. При этом осуществляется прессексуальный процесс типа необратимой плазмодии. Плазмодияция у миксогастрид фактически является множественным слиянием неспециализированных гамет - процессом более древним, чем парная копуляция половых клеток. В результате такого множественного слияния, плазмодий становится гетерокариотическим.

Иногда с плазмодием могут сливаться гаплоидные клетки, не прошедшие половой процесс. В результате, часть ядер плазмодия оказываются гаплоидными. В связи с генетической неоднородностью гетерокариотического плазмодия, число хромосом в его ядрах может варьировать в значительных пределах. Иногда разнокачественные ядра могут сливаться.

В плазмодии присутствует большинство типичных органелл эукариотической клетки. Особое развитие получает цитоскелет, управляющий передвижением гигантской цитоплазматической массы. Снаружи плазмодий покрыт защитным слизистым чехлом, состоящим из полимера галактозы - галактана.

У миксогастрид известны все три типа плазмодиев: прото-, афано- и фанероплазмодии; последние два типа выявлены только в пределах этой группы.

Растет плазмодий быстро, за неделю он может увеличить свой объем в 25 раз (*Physarum polycephalum*). Поэтому, некоторые фанероплазмодии достигают значительных размеров - 50 см, а по

некоторым данным - до полутора метров, что, безусловно, составляет рекорд среди одноклеточных организмов.

Плазмодии миксогастрид осуществляют преимущественно фаготрофное питание. Пищей им служат бактерии, простейшие, грибы, слизевики других видов, а также частицы детрита.

Покоящиеся стадии

В условиях, неблагоприятных для развития (понижение влажности и температуры, истощение запасов пищи), трофические особи миксогастрид способны переходить в покоящееся состояние.

Одноклеточные особи, одеваясь плотной оболочкой, превращаются в сферические *микроцисты*, аналогичные таковым у диктиостелид (рис.17.5). Микроцисты прорастают жгутиконосными клетками.

Плазмодии также могут переходить в состояние анабиоза. При этом они фрагментируются (рис.17.11) - распадаются на большое число самостоятельных протопластов, каждый из которых покрывается оболочкой и образует *сферулу (макроцисту)* - покоящуюся многоядерную клетку (рис.17.12). Сферулы, образовавшиеся из одного плазмодия, могут быть покрыты общим слизистым чехлом. В отличие от диктиостелид, макроцисты миксогастрид не являются непосредственным продуктом полового взаимодействия.

Фанероплазмодии способны и к альтернативному переходу в состояние покоя. При этом они, не фрагментируясь и не изменяя формы, покрываются плотной оболочкой, состоящей из полимеров галактозамина. Такой «инцистированный» плазмодий называют *склероцием*¹⁴ (рис.17.13). Находясь в гербарии, он может сохранять жизнеспособность десятки лет. Прото- и афаноплазмодии никогда не образуют склероциев.

¹⁴ Понимание термина «склероций» в микологии отличается от принятого для слизевиков; этот термин используется здесь в силу традиции.

Вегетативное размножение

Одноклеточные особи и плазмодии миксогастрид способны к вегетативному размножению. На одноклеточной стадии оно представлено бинарным делением миксамеб. Жгутиковые клетки непосредственно не способны к делению, и прежде чем приступить к нему они втягивают жгутики и приобретают амeboидную морфологию.

В условиях культуры показано, что плазмодии также способны к вегетативному размножению. При перенесении в стерильную воду они подвергаются плазмотомии - распадаются на одноядерные жгутиконосные клетки. Как и у протостелид, плазмотомия миксогастрид не синхронизирована с делением ядер.

Деление клеточного ядра миксогастрид имеет уникальную особенность: для разных стадий жизненного цикла характерны различные его типы. Так, у одноклеточных особей ядра делятся по типу открытого ортомитоза, в то время как в плазмодии деление ядер представляет собой закрытый ортомитоз. Это, возможно, связано с тем, что на различных стадиях жизненного цикла ядерные деления проходят в различных условиях и преследуют разные цели - вегетативное размножение для одноклеточных и наращивание биомассы для плазмодиальных особей. Не исключено также, что влияние на типологию деления оказывает и ploидность ядер, гаплоидных в миксамисбах и диплоидных в плазмодиях.

РАССЕЛИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ

Споруляция

Переход к расселительной стадии связан у миксогастрид с истощением в среде пищевых ресурсов, понижением влажности и температуры а также увеличением освещенности. Последнее явление играет роль пускового фактора.

У представителей, образующих спорангии, плазмодий обычно распадается на отдельные многоядерные участки, каждый из которых дает начало отдельному плодовому телу (этот процесс также называют плазмотомией). При этом, спорокарпы, образованные одним плазмодием, располагаются поблизости друг

от друга, формируя *колонию плодовых тел*. В связи с гетерокариотичностью плазмодиев, плодовые тела одной колонии не всегда бывают генетически идентичными.

У большинства видов, образующих плазмодиокарпы, эталии и псевдоэталии, один плазмодий обычно образует одно плодовое тело.

Плодовые тела

В ходе формирования плодового тела, поверхностные слои плазмодия формируют оболочку - перидий, а в эталиях - еще и кортекс (общую оболочку). Внутренняя протоплазматическая масса распадается на мелкие одноядерные фрагменты, образуя преспоровые клетки (рис.17.14).

Ядра преспоровых клеток вскоре подвергаются мейотическому делению, ведущему к появлению в каждой клетке четырех гаплоидных ядер. Три из них дегенерируют, и в результате образуется одноядерная гаплоидная спора. В плодовых телах миксогастрид содержатся тысячи спор (иногда - многие миллионы) (рис.17.15).

Часть протопласта, не распавшаяся на споры, формирует капиллиций. В отличие от эхиностелид, капиллиций миксогастрид может быть не связан с ножкой, а прикрепляться к перидию, или вообще свободно залегать в споровой массе. Свободно оканчивающиеся нити капиллиция называют *элатерами* (см. рис.21.4.б).

У многих миксогастрид капиллиций очень хорошо развит. Его нити могут быть простыми, ветвистыми, закрученными в спирали или множественно анастомозирующими (сливающимися) в виде сети (см. рис.22.1.б). Поверхность нитей может быть гладкой, или нести разнообразные скульптурные утолщения - шипики, кольца, спирали (см. рис.21). Часто капиллиций окрашен - он может быть ярко-желтым, красным, коричневым, черным.

Псевдокапиллиций - структура, характерная исключительно для миксогастрид, в частности для образующих эталии и псевдоэталии. Обычно он имеет вид трубочек, плотной ссочки, или пер-

форированных пластинок, расщепляющихся на нити (см. рис. 18.2.б и 18.4.б).

У представителей рода *Criharia* перидий при созревании преобразуется в полый сетчатый шар, окружающий споровую массу. Эта структура получила название «**сетчатый перидий**»; функциональна она аналогична капиллицию (см. рис. 18.5.б).

В плодовых телах, имеющих ножку, последняя развивается либо по эпигипоталлическому (*стемонитовые*), либо по субгипоталлическому (остальные отряды) типу.

У представителей отряда *физариформных*, в плодовых телах часто накапливаются соли кальция, сбрасываемые плазмодием в качестве конечных продуктов метаболизма, и придающие плодovому телу механическую прочность. При формировании спорокарпа, кальций, содержащийся в цитоплазме, переводится в нерастворимое состояние и кристаллизуется в виде карбоната, реже - фосфата или оксалата. Соли кальция откладываются в перидии, капиллиции и ножке плодового тела в виде аморфных гранул или кристаллов. На нитях капиллиция известковые отложения часто формируют хорошо заметные узелки. Иногда кристаллы карбоната кальция образуют сплошную скорлуповидную корку на поверхности перидия (*Diderma*; см. рис. 20.2). У *Perychaena* в состав солевых отложений кроме кальция входит кремний.

Высвобождение спор

После созревания плодового тела, перидий, окружающий споровую массу, подвергается разрушению. Оно может происходить различным образом: перидий либо неупорядоченно растрескивается, либо вскрывается с помощью специальных приспособлений. В последнем случае он растрескивается либо **щелью** (продольной или поперечной), либо вдоль специальных **швов** (*Licea*; см. рис. 18.1). При растрескивании поперечной щелью (*Arcyria*), перидий разделяется на две части - **крышечку** и чашевидное **основание**. Крышечка вскоре сбрасывается, и споровая масса оказывается лежащей на основании перидия (см. рис. 21.2.а).

После разрушения перидия, споры выносятся из плодового тела движением воздушных масс и гигроскопическими движениями капиллиция.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ

Миксогастриды - широко распространенные организмы, встречающиеся почти во всех климатических зонах, и обнаруженные от тундры до пустынь. Также, как и другие миксомицеты, миксогастриды наиболее распространены в районах с влажным климатом, в особенности - в лесах умеренной и тропической зоны. Возможно, наиболее богаты миксогастридами экваториальные леса, но обнаружение их там затруднительно, т.к. в условиях постоянной влажности слизевика могут длительное время сохранять одноклеточное состояние. Диапазон субстратов, на которых встречаются миксогастриды, очень широк. Они распространены на отмерших растениях, почве, навозе, коре живых деревьев, травянистых растениях, лишайниках, мхах, и плодовых телах грибов.

СИСТЕМАТИКА

Таксон *Muxogastres* был создан Э.М.Фризом в 1829г. (см. выше), первоначально в ранге семейства. Понятие «миксогастриды» длительное время отождествлялось с понятием «миксомицеты» и приобрело современное понимание в фундаментальном издании Д.Л.Хоксворта с соавторами «*Dictionary of Fungi*» (Hawksworth et al., 1995).

Первой развернутой системой миксогастрид была система Г.Листера (Lister, 1925), в которой этот класс разделялся на отряды *Lamprospora* и *Amaurospora* по признаку окрашивания спор, светлых или ярких в первом отряде и темноокрашенных во втором. Первый отряд далее делился на подотряды *Anemineae* (капиллиций отсутствует) и *Calonemineae* (капиллиций развит), а второй - на подотряды *Calcarineae* (спорокарпы с известью) и *Amaurochaetineae* (спорокарпы без извести).

В 1954г. Э.Шмидт (Schmidt) возвел 4 подотряда миксогастрид в ранг отрядов, переименовав *Anemineae* в *Liceales*, *Calonemineae* в *Trichiales*, *Calcarineae* в *Physarales* и *Amaurochaetineae* в *Stemonitales*. В 1960г. Дж.В.Мартин (Martin) внес изменения в систему Шмидта, объединив в ней некоторые семейства и выделив дополнительный отряд *Echinosteliales*. Так была создана современная система миксогастрид. В настоящем пособии *Echinosteliales* рассматривается как отдельный класс (см. выше), и поэтому в пределах миксогастровых слизевиков остаются лишь 4 отряда: *Liceiformes*, *Physariiformes*, *Trichiiformes* и *Stemonitiformes*.

Отряд Лицеевые - Ordo Liceiformes nom. typif. = Liceales E. Jahn, 1928

Трофическая стадия - прото- или фанероплазмодий.

Плодовые тела в виде плазмодиокарпов, спорокарпов, псевдоэталисов или эталиев. Капиллиций всегда отсутствует, что является главной отличительной чертой отряда. Колонка не образуется. Перидий плотный, сохраняется при созревании спор. Ножка плодового тела развивается субгипоталлическим путем.

Споры в массе относительно светлые, окрашенные в неяркие тона - охряные, коричневые, красновато-коричневые.

Рис.18.Представители лицевых слизевиков Представители лицевых слизевиков (по Новожилову, 1993).

1-*Licea pusilla* (а-целый спорангий, б-растрескавшийся спорангий: видна масса спор), 2-*Lycogala epidendrum* (а-эталии, б-псевдокапиллиций и спора), 3-*Tubifera ferruginosa*, 4-*Reticularia lycoperdon* (а-эталий, б-псевдокапиллиций), 5-*Cribraria aurantiaca* (а-группа спорангиев, б-спороносная головка: виден "сетчатый перидий";

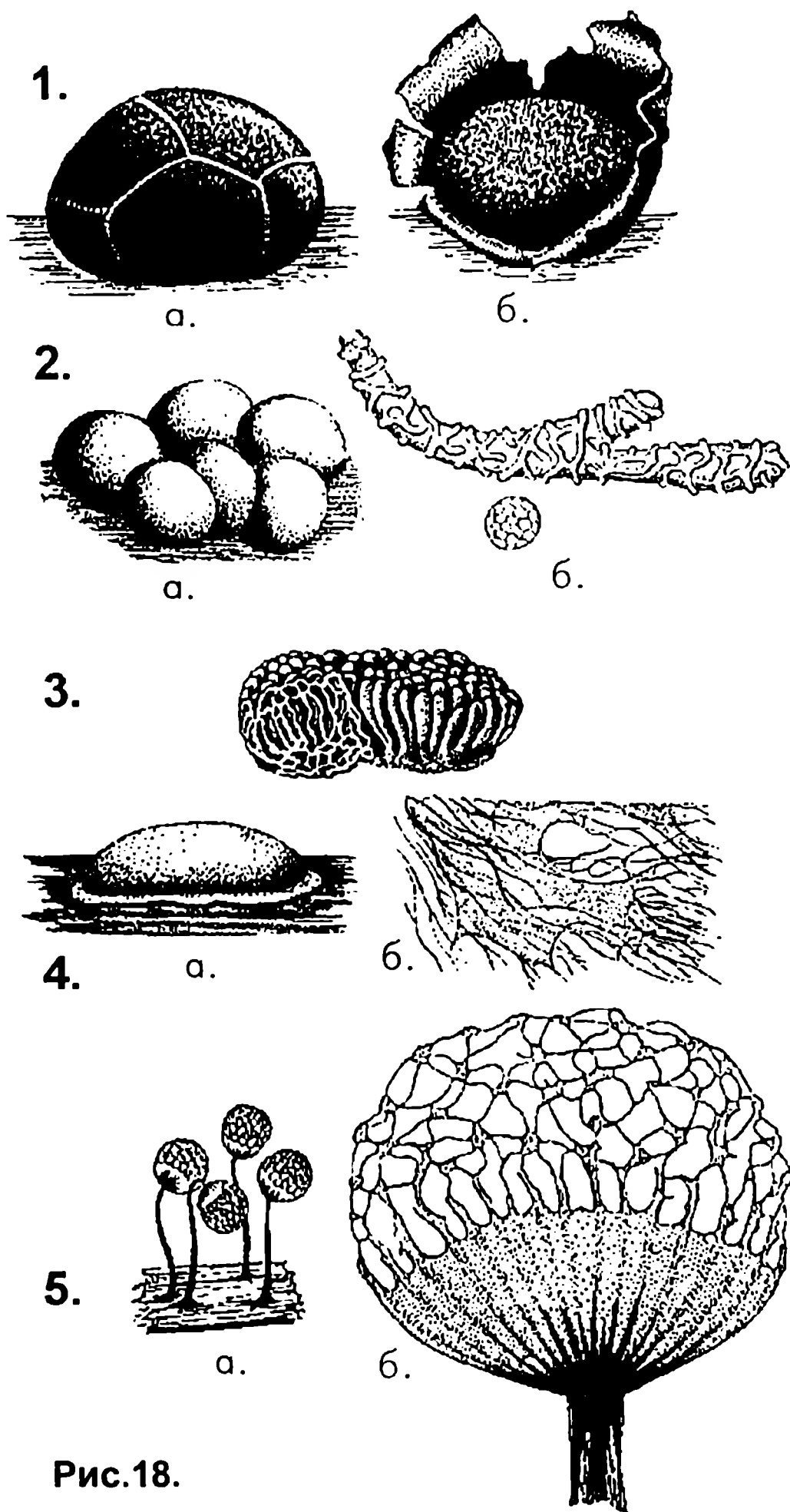


Рис.18.

Лицевые представляют собой архаическую группу. Многие черты - отсутствие капиллиция и колонки, примитивное строение спорангия - позволяют рассматривать их как древнейших представителей миксогастрид, хотя эта точка зрения и не является общепринятой.

Отряд включает 3 семейства: *Liceaceae*, *Enteridiaceae* и *Cribrariaceae*.

Семейство *Liceaceae* Rostaf., 1873

Плодовые тела – спорокарпы, реже мелкие плазмодиокарпы. В семействе 1 род – *Licea*.

Род *Licea* Schrad., 1797.

Плодовые тела (фото 14) мелкие, сферические, или слегка удлинённые, сидячие, реже на ножках. Спорангии вскрываются лопастями, крышечками, реже нерегулярно.

Включает около 30 видов. Характерный представитель - *Licea pusilla* Schrad (рис.18.1). Спорокарпы округлые, сидячие, скученные, 0,2 – 1,5 мм в диаметре, от тёмно-пурпурных до черноватых, блестящие, с тонким перидием.

Семейство *Reticulariaceae* Rost., 1873 = *Enteridiaceae* Farr, 1982

Плодовые тела - псевдоэтели (иногда довольно рыхлые) или этели.

В семействе насчитывается 4 рода.

Род *Tubifera* J.F. Gmel. 1792

Плодовые тела - псевдоэтели, образованные цилиндрическими или удлинённо-эллипсоидальными спорангиями. Стенки спорангиев в этели полностью сохраняются.

Включает 5 видов. Характерный представитель - *Tubifera ferruginosa* (Batsch.) I. F.Gmel. (рис.18.3, фото 15-16). Имеет тонкие цилиндрические красно-коричневые (в молодом состоянии - розовые) спорангии высотой ок. 5 мм, которые образуются

группами и, в большей или меньшей степени, сливаются в псевдоэталии диаметром до 15 мм и более.

Род *Dictydaethalium* Rost., 1873

Плодовые тела - псевдоэталии, образованные удлинено-цилиндрическими спорангиями. Стенки спорангиев сохраняются только в вершечной части, боковые стенки расщепляются на редкие тонкие нити псевдокапиллиция.

Включает 2 вида. Характерный представитель - *Dictydaethalium plumbeum* (Schum.) Rost. in A. Lister (фото 17-18). Псевдоэталии охряные, коричневые, оливковые, реже красно-коричневые, диаметром до 10 см.

Род *Reticularia* Bull., 1791

Плодовые тела - подушковидные или лопастные эталии. Псевдокапиллиций состоит из нитей, перфорированных пластинок или их сочетаний.

Включает 7 видов. Характерный представитель - *Reticularia lycoperdon* Bull. (рис. 18.4, фото 19-20). Эталии диаметром 2-8 см. Кортекс серо-белый, с металлическим блеском.

Род *Lycogala* Pers. 1794

Плодовые тела - эталии, шаровидные, конические или подушковидные. Псевдокапиллиций состоит из сморщенных трубочек, ветвящихся или простых.

Включает 5 видов. Характерный представитель - *Lycogala epidendrum* (L.) Frics (рис. 18.2, 21-22). Молодые эталии розовые, зрелые – бурые, до 2 см в диаметре. Часто эталии образуются группами. Космополит.

Семейство Cribariaceae Rostaf. 1873

Плодовые тела – спорангии, редко сливающиеся в псевдоэталии и даже эталии. Поверхность плодового тела образует сетчатый перидий, иногда слабо развитый. Большинство видов пока не удастся культивировать на питательных средах.

В семействе насчитывают 2 рода, из которых ниже рассмотрен 1.

Род *Cribraria* Schrad. ex J.F. Gmel., 1794

Плодовые тела (фото 23-28) - спорангии, сидячие или на ножках, иногда псевдоэталлии. Спороносные головки шаровидные, грушевидные, обратнойцевидные. Хорошо развит сетчатый перидий.

Включает 28 видов. Характерный представитель - *Cribraria aurantiaca* Schr. (рис.18.5, фото 23-24). Спорангии скученные, на ножках, ярко-желтые. Спороносные головки до 0,7 мм в диаметре. Нити сетчатого перидия расширены в местах ветвления.

Отряд Трихиевые - Ordo Trichiiformes nom. typif. =Trichiales T.Macbr., 1922

Трофическая стадия - промежуточная между афано- и фане-
роплазмодиумом.

Плодовые тела в виде плазмодиокарпов, спорангиев или эталлиев. В плодовых телах присутствует капиллиций, его нити часто скульптурированы кольцами, спиралями, шипами, бородавками; они ветвятся, анастомозируют и могут образовывать сеть. Часто капиллиций состоит из свободных элатер. Колонка отсутствует, иногда ее имитирует конгломерат спор. Перидий тонкий, хрупкий,

Рис.19.Представители трихиевых слизевиков (по Новожилову, 1993).

1—*Calomyxa metallica* (а—спорангий, б—капиллиций), 2—*Arcyria obvallata* (а—два целых спорангия, один вскрытый спорангий: виден капиллиций, и "чашечки" разрушенных спорангиев, б—капиллиций и спора), 3—*Hemitrichia serpula* (а—плазмодиокарп, б—капиллиций и спора), 4—*Trichia varia* (а—спорангий, б—элатера и спора), 5—*Metatrachia vesparium* (а—спорангии, б—капиллиций);

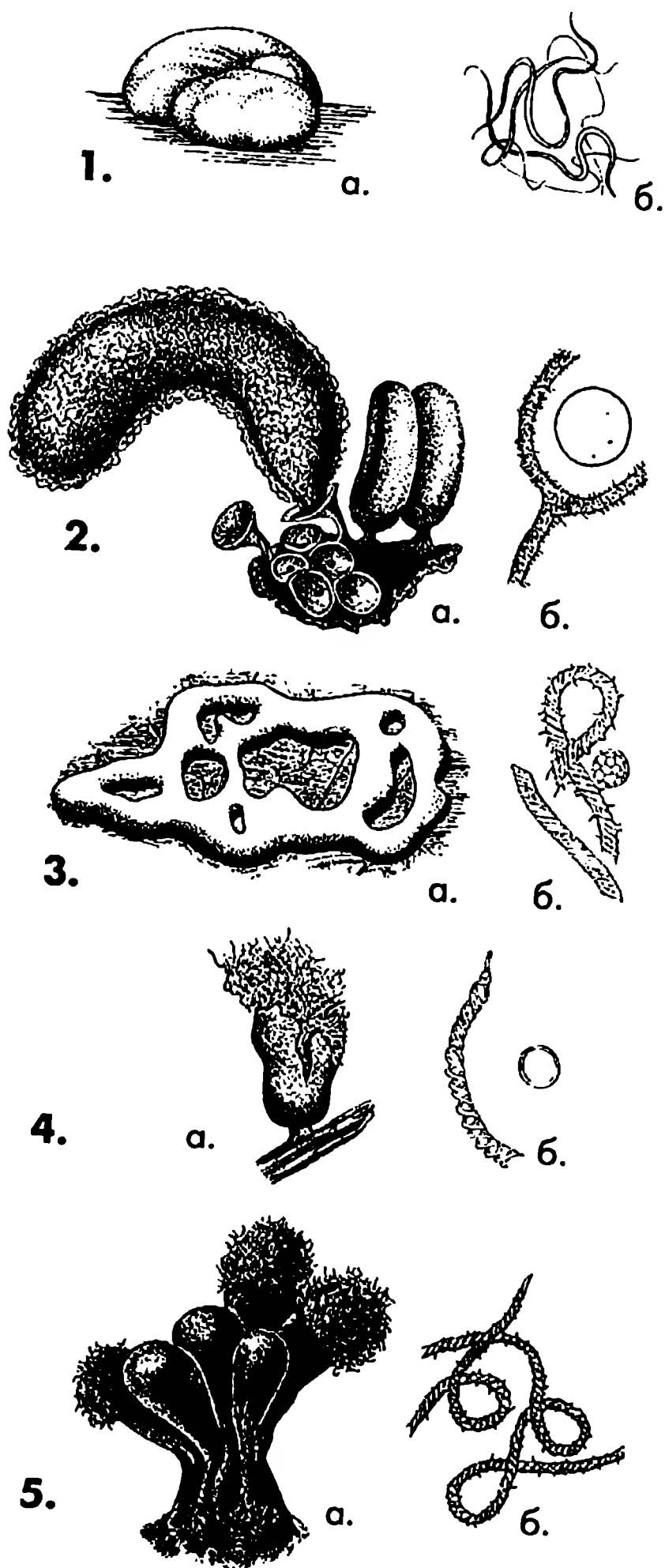


Рис.19.

к моменту созревания спор сохраняется лишь у основания плодового тела. Ножка спорангия образуется субгипоталлическим пугем.

Споры в массе ярко окрашены - желтые, оранжевые, красные.

Отряд включает 2 семейства: *Dianemaceae* и *Trichiaceae*.

Семейство *Dianemaceae*

T.Macbr, 1899

Капиллий связан с основанием и внутренней стенкой спорокарпа и состоит из сплошных нитей, не образующих сеть.

Включает 4 рода, из которых ниже рассмотрен 1.

Род *Calomyxa* Nieuwl., 1916.

Плодовые тела - сидячие спорокарпы, реже плазмодиокарпы. Капиллий в виде тонких, мягких, извилистых нитей.

Включает 1 вид - *Calomyxa metallica* (Berk.) Nieuwl. (рис.19.1). Спорокарпы сферические или подушковидные; желтые, с металлическим блеском, до 1 мм диаметром.

Семейство *Trichiaceae* Rost, 1873

Капиллий связанный с основанием спорофора или неприкрепленный; состоит из трубчатых нитей, иногда образующих сеть.

Включает 10 родов, из которых ниже рассмотрены 5.

Род *Perichaena* Fr., 1817

Плодовые тела - спорангии или мелкие плазмодиокарпы. Перидий роговидный, пленчатый, обычно двуслойный, вскрывается нерегулярно или крышечкой. Капиллий состоит из свободных элатер, простых или ветвящихся, инкрустированных бородавочками, реже неправильными шипиками и кольцами.

Включает 5 видов. Характерный представитель - *Perichaena depressa* Libert (фото 29-30). Спорангии до 1,5 мм в диаметре, скученные, призматические от взаимного сжатия, темно-коричневые. Споры в массе желтые.

Род *Arcyria* Wigg., 1780

Плодовые тела (фото 31, 33-36) - спорангии, обычно на ножке. Перидий пленчатый, после созревания спор сохраняется в виде чашечки у основания плодового тела. Капиллиций в виде обильно вставящихся нитей, часто образующих сеть. Нити капиллиция орнаментированы шипами, кольцами и полукольцами (фото 32).

Включает около 30 видов. Обычный представитель – *Arcyria obvellata* (Oeder) Onsberg (рис. 19.2, фото 35). Спорокарпы желтые, цилиндрические, сидячие или на коротких ножках. Сеть капиллиция в расправленном состоянии достигает 1,5 см.

Род *Hemitrichia* Rost., 1873

Плодовые тела (фото 37, 39) - спорангии, сидячие или на ножке, иногда плазмодиокарпы. Перидий пленчатый, после созревания спор сохраняется в виде чашечки у основания плодового тела. Капиллиций образует сеть. Нити капиллиция орнаментированы спиральными утолщениями и, иногда, шипиками (фото 38).

Включает около 15 видов. Характерный представитель – *Hemitrichia serpula* (Scop.) Rost. (рис. 19.3, фото 37-38). Плодовое тело - плазмодиокарп, покрывающий площадь до нескольких см², сетчатый, ярко-жёлтый или оранжевый. Перидий тонкий, растрескивается продольными щелями.

Род *Trichia* Haller, 1768

Плодовые тела (фото 43, 45, 47-49, 51-52) - спорангии, сидячие или на ножке, редко плазмодиокарпы. Перидий пленчатый, растрескивается дольками или нерегулярно. Капиллиций состоит из свободных элатер, не образующих сеть. Элатеры орнаментированы спиральными утолщениями (фото 44, 46, 50).

Включает около 20 видов. Характерный представитель – *Trichia varia* (Pers.) Pers. (рис. 19.4, фото 43-44). Спорокарпы скученные, охряные, жёлто-коричневые, оливковые, шаровидные или овальные, сидячие или с короткой ножкой, до 0,9 мм в диаметре. Изредка образуются плазмодиокарпы.

Род *Metatrichia* Ing, 1964

Плодовые тела - спорангии, расположенные группами на общей ножке; иногда образуются псевдоэталии. Перидий хрящевидный, блестящий, после созревания спор сохраняется в виде чашечки в основании плодового тела. Капиллиций состоит из свободных элатер, орнаментированных спиралями и длинными шипами.

Включает 2 вида. Характерный представитель – *Metatrichia vesparium* (Batsch.) Nann.–Brem. (рис.19.5, фото 40-42). Спорокарпы до 3 мм высотой, от винно-красного до почти чёрного цвета.

Отряд Физариформные - Ordo Physariiformes nom. typif. =Physarales T.Macbr., 1922

Трофическая стадия - фанероплазмодий. Плодовые тела в виде плазмодиокарпов, спорокарпов, псевдоэталиев или эталиев; обычно с отложениями извести. Капиллиций гладкий, маловетвящийся, часто с отложениями извести в виде узелков. Колонка сферическая, эллипсоидная, дисковидная, присутствует не у всех видов. Иногда имеется псевдоколонка. Перидий плотный, часто с отложениями извести, к моменту созревания спор сохраняется не всегда. Ножка плодового тела развивается субгипоталлическим способом.

Споры в массе темноокрашенные - коричневые, фиолетовые, черные.

Этот отряд самый обширный по числу видов. Включает 2 семейства: *Physaraceae* и *Didymiaceae*.

Рис.20.Представители физариформных слизевиков, семейство Physaraceae (по: Lister, 1925).

1–*Leocarpus fragilis* (а–спорангии, б–капиллиций), 2–*Badhamia utricularis* (а–спорангии, б–капиллиций), 3–*Physarum viride* (а–спорангии, б–капиллиций), 4–*Fuligo septica* (а–эталей, б–капиллиций и споры);

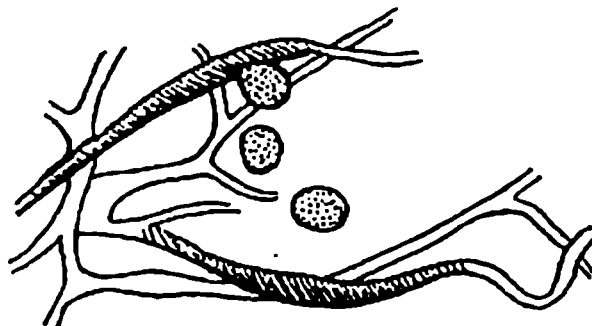
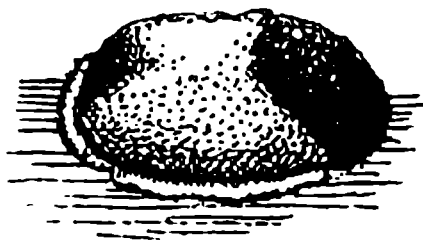
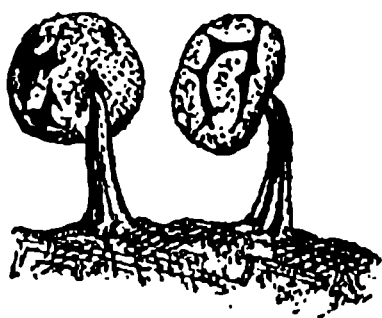
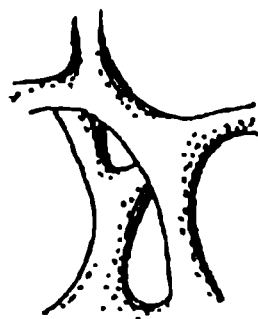
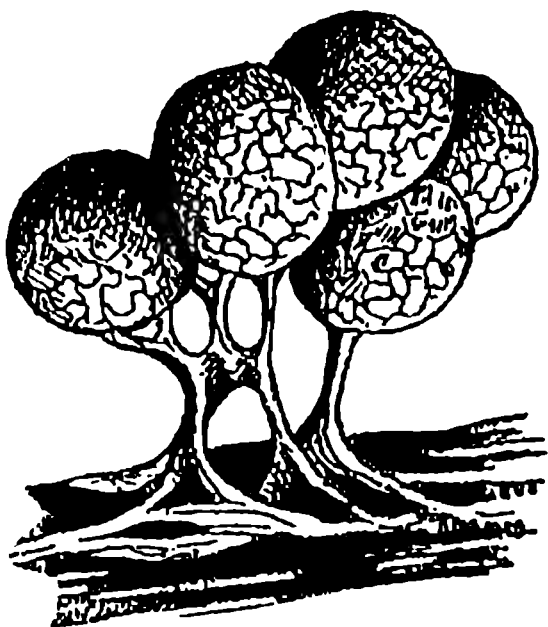
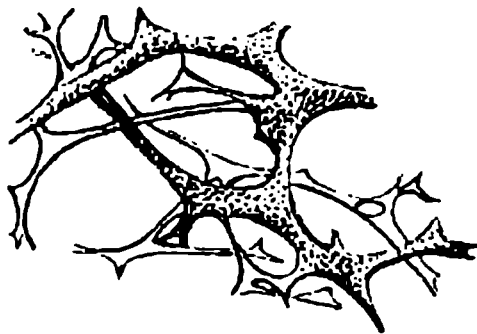
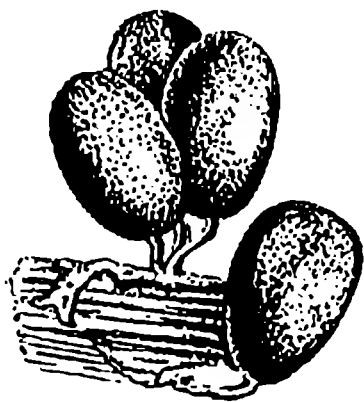


Рис.20.

Семейство Physaraceae Chevall., 1826

Известь в плодовом теле присутствует в аморфном виде. Капиллиций обызвествленный.

Включает 10 родов, из которых ниже рассмотрены 5.

Род *Physarum* Pers., 1794

Плодовые тела (фото 53-55) - спорангии, реже плазмодиокарпы; одиночные или скученные, сидячие или на ножке. Перидий обызвествленный, но часто окрашенный в яркие тона. Капиллиций гомогенный, в местах ветвления нитей капиллиция имеются крупные узелки с известью.

Самый крупный род миксогастрид, включает около 100 видов. Характерный представитель - *Physarum viride* (Bull.) Pers. (рис.20.3) Спорокарпы на ножке, высотой до 1,5 мм, желтые или зеленоватые, часто образуют обширные колонии.

Род *Badhamia* Berk., 1853

Плодовые тела (фото 56) - спорангии; скученные, иногда образующие большие скопления. Перидий обычно белый, обызвествленный. Капиллиций гомогенный, в местах ветвления нитей капиллиция отсутствуют узелки с известью (фото 56).

Включает около 30 видов. Характерный представитель – *Badhamia utricularis* (Bull.) Berk. (рис.20.2), Спорокарпы голубовато-серые, 0,5 – 1 мм в диаметре, собраны в пучки.

Рис.21.Представители физариформных слизевиков, семейство Didymiaceae (по Новожилову, 1993).

1–*Didymium nigripes* (а–целый спорангий, б–растрескавшийся спорокарп: видна сферическая колонка и капиллиций), 2–*Diderma testaceum* (а–растрескавшийся спорангий: видны два слоя перидия, б–вскрытый спорангий: видна сферическая колонка и капиллиций), 3–*Mucilago crustacea*: эталий на стебле растения;

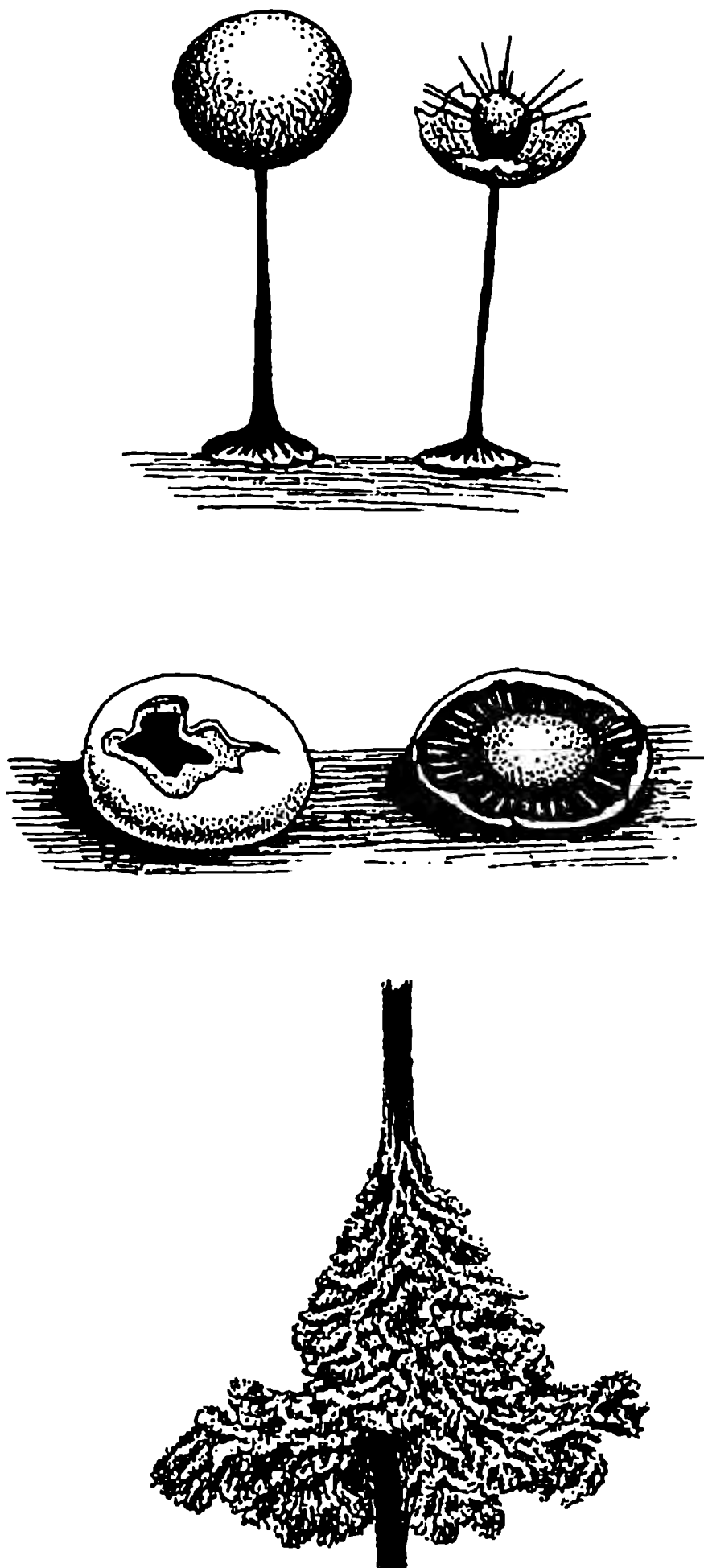


Рис.21.

Род *Leocarpus* Link, 1809

Плодовые тела - спорангии. Перидий гладкий, блестящий, известью не инкрустирован. Капилиций состоит из двух систем нитей - обызвествленной и необызвествленной. Ножка представляет собой неоформленное продолжение гипоталлюса

Включает один вид – *Leocarpus fragilis* (Dicks.) Berk. (рис.20.1, фото 57). Спорокарпы обратно-яйцевидные, высотой 2 – 4 мм, от жёлтого до каштаново-коричневого цвета.

Род *Craterium* Trent., 1797

Плодовые тела - спорангии, цилиндрические или кубковидные, обычно не ножках. Перидий обызвествленный, но обычно окрашенный в желто-коричневые тона; часто открывается крышечкой. Капиллиций гомогенный, в местах ветвления присутствуют крупные узелки с известью.

Характерный представитель - *Craterium leucosephalum* (Pers.) Ditmar in Schum (фото 58). Спорангии высотой до 1,5 мм, светло-охряные в верхней части и желто-коричневые в нижней, открываются крышечкой.

Род *Fuligo* Haller, 1768

Плодовые тела (фото 59-60) - крупные подушковидные эталии. Кортекс эталия обызвествленный, плотный или рыхлый, иногда не развит. Капиллиций гомогенный, содержит мелкие узелки с известью.

Включает 9 видов. Характерный представитель – *Fuligo septica* (L.) Wiggers (рис.20.4). Эталии 2 – 20 см в диаметре. Кортекс в виде хрупкой толстой корочки, желтый или белый, реже коричневый или сиреневый.

Массовое развитие слизевиков рода Fuligo в г.Даллас (США) в 1973г. вызвало панику среди населения и целую серию газетных публикаций о «бактериях-мутантах» и пришельцах из космоса.

Семейство *Didymiaceae* Rost., 1873

Известь в плодовом теле присутствует в кристаллической или грануляной форме. Капиллий не содержит известь.

Включает 7 родов, из которых ниже рассмотрены 3.

Род *Didymium* Schr, 1797

Плодовые тела (фото 61-63) - спорангии или плазмодиокарпы. Перидий покрыт слоём извести в виде кристаллов, иногда сливающихся в сплошную скорлуповидную корку. В основании спорокарпа обычно имеется небольшая сферическая или дисковидная колонка.

Включает около 30 видов. Характерный представитель – *Didymium nigripes* (Link) Fr. (рис.21.1). Спороносные головки белые, сферическис, до 0,5 мм диаметром, расположены на длинной черной ножке до 2 мм высотой.

Род *Diderma* Pers., 1794

Плодовые тела - спорангии, реже плазмодиокарпы или этели. Перидий покрыт слоем извести в виде аморфных гранул, часто сливающихся в сплошную скорлуповидную корку. В основании спорокарпа имеется крупная округлая колонка.

Включает около 40 видов. Характерный представитель – *Diderma testaceum* (Schr.) Pers. (рис.21.2). Спорокарпы обычно сидячие, диаметром до 1 мм, белые, розоватые, светло-коричневые; колонка полусферическая, крупная, розоватая.

Род *Mucilago* Mich. Ex Batt., 1755

Плодовые тела - крупные этели из более или менее слившихся многолопастных спорангиев; белые, кремовые, беледно-охряные или сероватые. После разрушения кортекса обнажается обильный псевдокапиллий из обызвествленных пластин.

Включает 4 вида. Характерный представитель – *Mucilago crustacea* Wiggers (рис.21.3, фото 64). Плодовые тела до 7 см длиной. Хорошо развит гипоталлюс, обильно пропитанный известью.

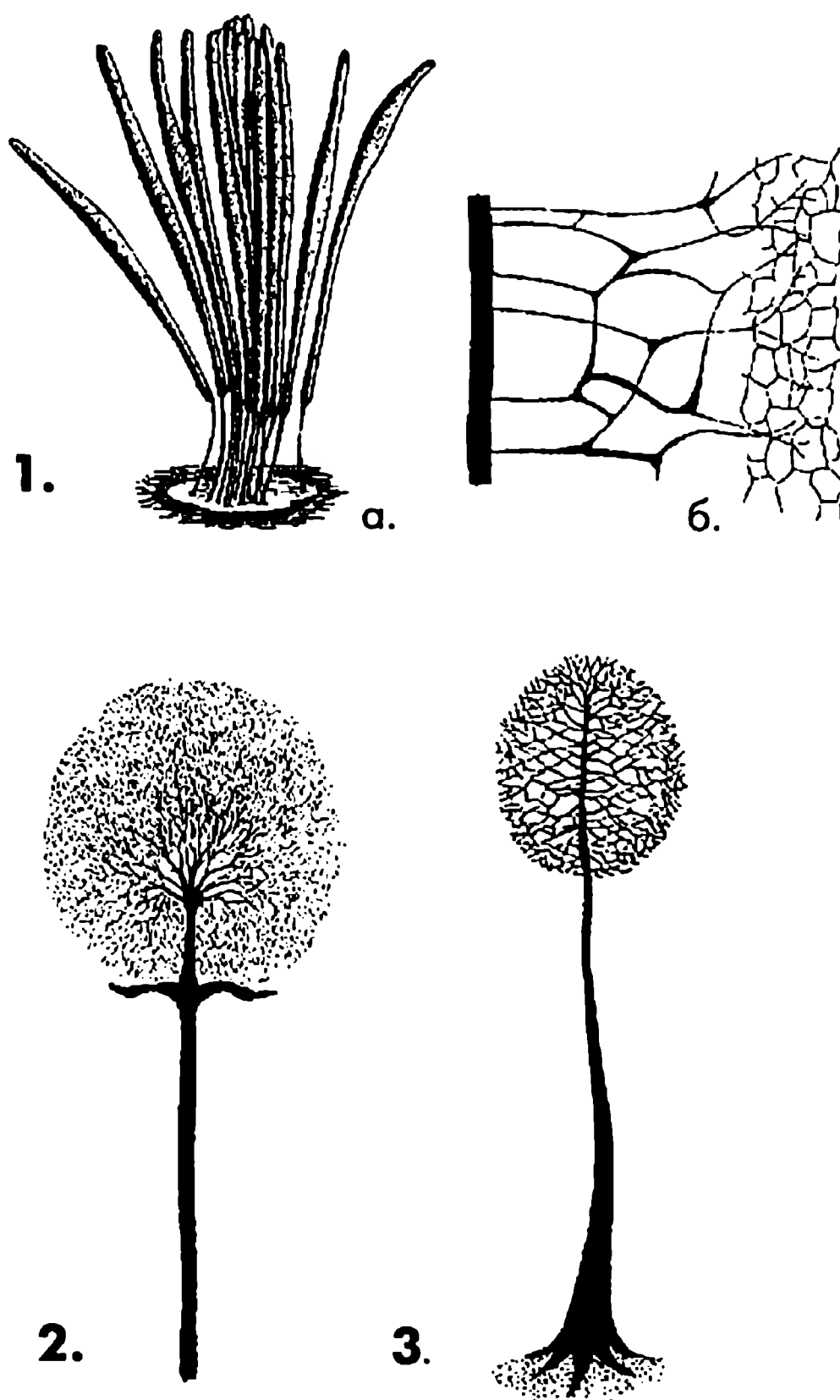


Рис.22.Представители стемонитовых слизевиков (по Новожилову, 1993; Зеровой с соавт, 1967).

1–*Stemonitis axifera* (а–спorangий, б–колонка, ветви колонки и поверхностная сеть капиллиция), 2–*Collaria arcyrionema*: спорангий, виден воротничек, 3–*Comatricha nigra*: спорангий;

Отряд Стемонитовые - **Ordo Stemonitiformes nom. typif.** **=Stemonitales T.Macbr., 1922**

Трофическая стадия - афаноплазмодий.

Плодовые тела в виде спорангиев, псевдоэталев или эталев, иногда с отложениями извести. Капиллиций хорошо развит, его нити гладкие, обильно ветвящиеся и часто образующие густые сети. Колонка цилиндрическая или нитевидная, обычно хорошо развита, иногда ветвится. Перидий тонкий, пленчатый, часто с металлическим блеском; к моменту созревания спор обычно разрушается. Ножка плодового тела развивается эпигипоталлическим путем. Споры в массе черные, реже ржаво-коричневые, пурпурно-коричневые.

Отряд содержит 1 семейство, *Stemonitaceae*, включающее 17 родов, из которых ниже рассмотрены 7.

Род *Diachea* Fr., 1791

Плодовые тела - спорангии на ножках. Спороносные головки округлые или цилиндрические. Перидий радужный, с металлическим блеском, сохраняется при созревании. Капиллиций не образует замкнутую сеть. Ножка белая, заполнена известью.

Включает около 6 видов. Характерный представитель – *Diachea leucopodia* (Bull.) Rost. (фото 65). Спорангии высотой до 2 мм, головки синевато-бронзовые, цилиндрические.

Род *Collaria* Nann.-Brem., 1967

Плодовые тела - спорангии на ножках. Спороносные головки сферические. Перидий с металлическим блеском, при созревании сохраняется у основания в виде воротничка (это отличает коллярию от близкого рода *Lamproderma*, в который ее некогда включали). Капиллиций не образует замкнутую сеть. Ножка заполнена гомогенным материалом.

Включает 3 вида. Характерный представитель – *Collaria arcyrionema* (Rost.) Nann.-Brem. (фото 66, рис.22.2). Спорокарпы до 2,5 мм высотой, на ножках. Спороносная головка шаровидная. Ножка стройная, черная. Колонка заканчивается 2-4 ветвями. Перидий серебристо-серый или отливающий бронзой.

Род *Stemonitis* Roth, 1787

Плодовые тела (фото 72-74) - спорангии на ножке. Спороносные головки удлинённо-цилиндрические, нитевидные. Перидий без металлического блеска, рано исчезает. Капиллиций на всей поверхности спорангия образует замкнутую сеть (фото 75-77). Ножка заполнена гомогенным материалом. Колонка представляет собой нитевидное продолжение ножки.

Включает около 20 видов. Характерный представитель – *Stemonitis axifera* (Bull.) Macbr. (рис.22.1, фото 77). Спорокарпы высотой до 1,5 см, ржаво-коричневого цвета, образуют всеровидные пучки.

Род *Comatricha* Preuss., 1851

Плодовые тела (фото 67-68) - спорангии на ножке. Спороносные головки шаровидные или цилиндрические. Перидий без металлического блеска, рано исчезает. Капиллиций не образует поверхностную сеть, но часто анастомозирует. Ножка заполнена сетчато-фибриллярным материалом.

Включает около 40 видов. Характерный представитель – *Comatricha nigra* (Pers.) Schroeter (рис.22.3, фото 67). Спороносные головки яйцевидные или короткоцилиндрические, черные, при созревании ржаво-коричневые, до 8 мм высотой.

Рода *Stemonitopsis* Nann.-Brem., 1967, *Stemonaria* Nann.-Brem., 1984, и *Symphytocarpus* Nann.-Brem., 1967.

Эти три рода были установлены выдающейся исследовательницей стемонитовых, Н.Е.Нансенгой-Бремекамп, и включают формы, переходные между основными родами семейства. *Stemonitopsis* (фото 69) близок к *Stemonitis*, но отличается от него фибриллярным основанием ножки и фрагментарным развитием поверхностной сети. *Stemonaria* (фото 70) представляет собой переход между *Stemonitis* и *Comatricha*: ее капиллиций не образует поверхностной сети, а ножка заполнена гомогенным или параллельно-фибриллярным материалом. Наконец, *Symphytocarpus* (фото 71) является промежуточным звеном между *Stemonitis* и этилий-образующим родом *Amaurochaete*: его плодовые тела представляют собой псевдоэталии.

Дополнение к царству Мухобiontes
Тип ПЛАЗМОДИОФОРИДЫ -
Phylum inc. sedis
PLASMODIOPHOROPHYLES nom. typif.,
(от. греч. *plasmodium* - плазмодий, и *phoro* - нести)
=Плазмодиофоровые слизевики,
Plasmodiophoridae Zoph, 1884;
Plasmodiophoromycota Margulis, 1974;
Phytomyxa Cavalier-Smith, 1997)

БИОЛОГИЯ

Жизненный цикл плазмодиофорид характеризуется наличием двух трофических и двух расселительных стадий.

Обе трофические стадии представлены жгутиконосными клетками - *зооспорами* и настоящими плазмодиями; миксамебы отсутствуют. Обе расселительные стадии представлены споровыми массами или плодовыми телами - сорусами. Первую расселительную стадию составляют *спорангиосорусы* - сорусы, в которых споры прорастают на месте образования. Вторая расселительная стадия представлена либо споровыми массами, либо *цистосорусами* - сорусами, в которых споры не прорастают на месте образования и распространяются непроросшими. Спорообразование является экзогенным.

Первые трофическая и расселительная стадии составляют *спорогенную фазу* жизненного цикла, а вторые трофическая и расселительная стадии - *цистогенную фазу*. В ходе спорогенной фазы происходит лишь бесполое размножение, а на цистогенной фазе осуществляется половой процесс в виде изогамстогамнии, изохологамнии и, возможно, автогамнии. Жизненный цикл плазмодиофорид гаплодиплофазный.

Плазмодиофориды - единственная группа слизевиков (в традиционном понимании этой экоморфы), полностью перешедшая к паразитическому образу жизни.

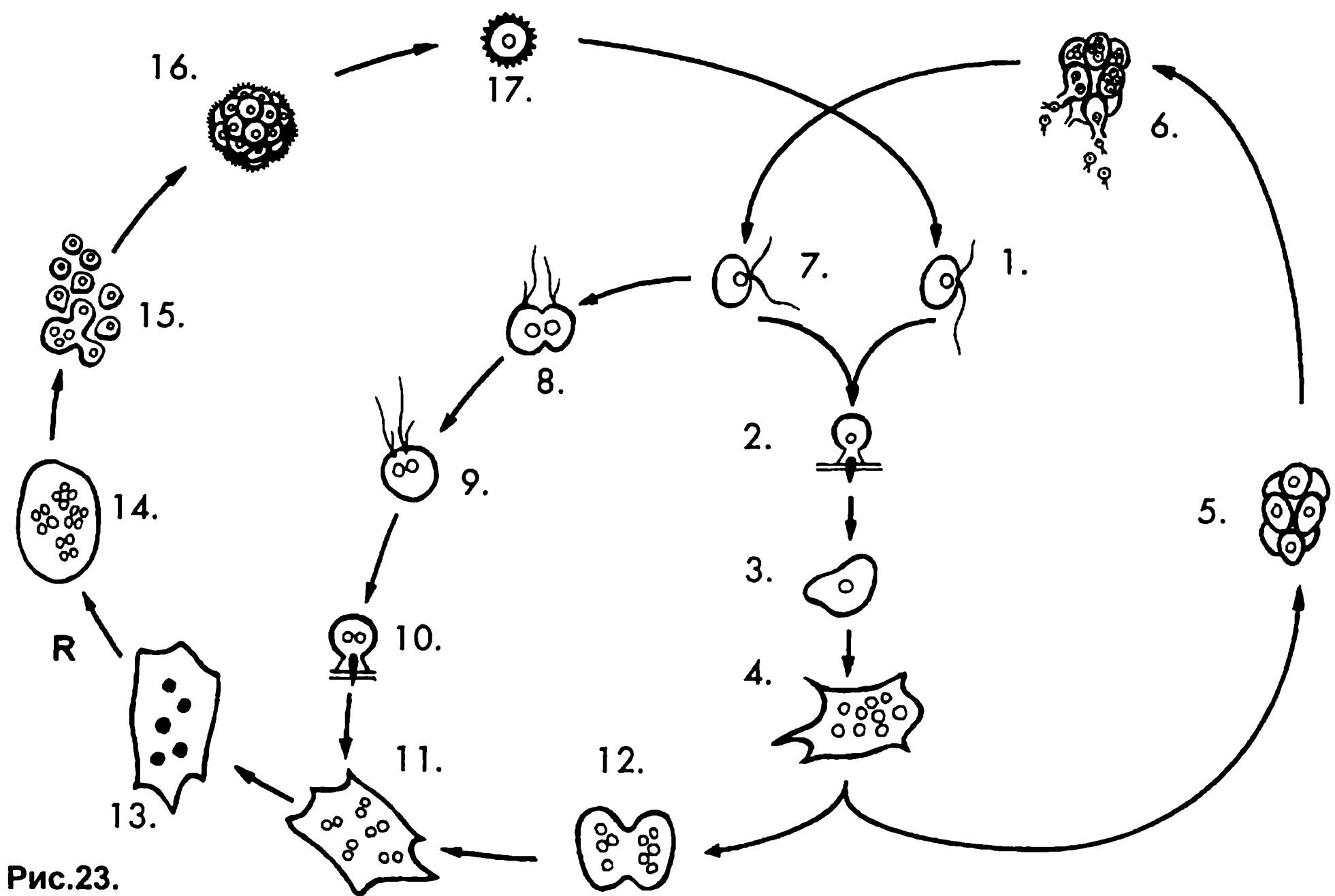


Рис.23.

СПОРОГЕННАЯ ФАЗА

Название этой фазы связано с тем, что она завершается образованием зооспор. Включает первую трофическую и первую расселительную стадии.

ПЕРВАЯ ТРОФИЧЕСКАЯ СТАДИЯ

Первичные зооспоры

Жгутиконосные клетки плазмодиофорид, составляющие первый этап спорогенной фазы жизненного цикла, получили название *первичных зооспор* (см. рис.2.1 и 23.1). Они представляют собой одноядерные, сферические или несколько вытянутые клетки, несущие 2 гладких апикальных жгутика. Главный жгтик - более короткий, направлен вперед, побочный - более длинный и направлен назад. Иногда присутствуют дополнительные пары жгутиков. Угол между основаниями жгутиков одной пары может значительно варьировать даже в пределах одного вида. Структура жгутикового аппарата плазмодиофорид достаточно своеобразна, хотя и имеет некоторые черты сходства с таковой у миксомицетов.

Первичные зооспоры не имеют пищеварительных вакуолей, и следовательно, не способны к фаготрофному питанию. В связи с этим рассмотрение их как клеток трофической фазы является условным.

Рис.23.Жизненный цикл плазмодиофорид (ориг.).

1–первичная зооспора, 2–инцистирование и проникновение в клетку хозяина, 3–одоядерный первичный плазмодий, 4–многоядерный первичный плазмодий, 5–спорангиосорус, 6–прорастание спорангиосоруса вторичными зооспорами, 7–вторичная зооспора, 8–изогамное слияние вторичных зооспор, 9–дикариотическая зооспора, 10–инцистирование и проникновение в клетку хозяина, 11–дикариотический вторичный плазмодий, 12–хологамное слияние первичных плазмодиев, 13–диплоидный вторичный плазмодий, 14–мейоз, гаплоидизация вторичного плазмодия, 15–распад вторичного плазмодия на энергиды, 16–цистосорус, 17–циста;

Инцистирование и проникновение в клетку хозяина

Активно передвигаясь в водной среде, первичные зооспоры достигают клетки подходящего хозяина. При этом они, возможно, распознают наличие в среде растворенных метаболитов хозяина, и движутся в направлении повышения их концентрации. Вблизи потенциального хозяина зооспора вытягивает жгутики и инцистируется. В течении 2 часов после инцистирования в ней формируется аппарат проникновения в клетку хозяина - **крупная вакуоль** и расположенный в мембранной трубке плотный «шип» из органического вещества, возможно являющийся видоизмененной экструсомой (рис.24.1).

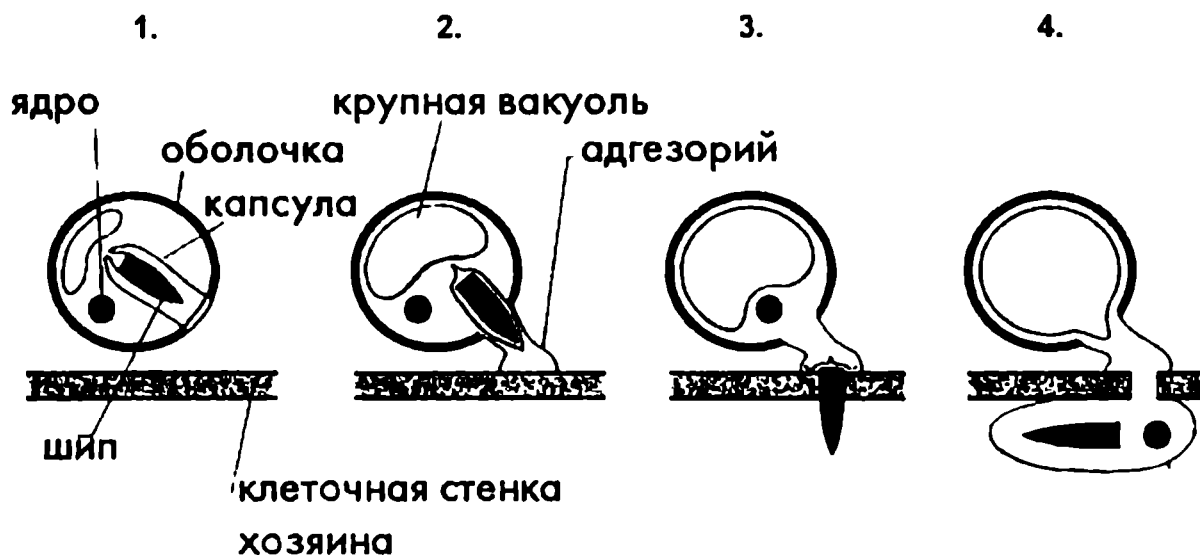


Рис.24.Проникновение плазмодиофорид в клетку растения-хозяина (по: Мюллер, Леффлер, 1995).

1–инцистированная зооспора вблизи клетки хозяина, 2–прикрепление к клеточной стенке хозяина с помощью адгезория, 3–пробивание клеточной стенки, 4–проникновение протопласта зооспоры в клетку хозяина;

По прошествии 2-х часов, инцистированная зооспора прорастает *адгезорием* (аппрессорием) – структурой, напоминающей присоску. С помощью адгезория она прикрепляется к поверхности клеточной стенки хозяина (рис.24.2). После прикрепления адгезория, в инцистированной зооспоре происходит гидролиз молекул гликогена. Это приводит к резкому возрастанию осмотического давления в крупной вакуоли. Она начинает давить на «шип», за счёт чего последний выходит через адгезорий и прокалывает клеточную стенку хозяина (рис.24.3). Через образовавшееся отверстие протопласт зооспоры переливается в клетку хозяина (рис.24.4).

Подобный способ проникновения в клетку является уникальной чертой плазмодиофорид и неизвестен у других организмов.

Первичный плазмодий

Протопласт плазмодиофориды, проникший сквозь клеточную стенку хозяина (рис.23.2), приобретает амёбоидную форму (рис.23.3). Он входит в соприкосновение с протопластом хозяина, и приступает к осмотрофному поглощению питательных веществ.

В связи с паразитическим образом жизни плазмодиофориды утратили способность к фаготрофии¹⁵, и питаются исключительно осмотрофно, не образуя пищеварительных вакуолей. Поэтому протопласт, проникший в клетку хозяина, предпочтительнее называть не миксамебой, а плазмодием, несмотря на его первоначальную одноядерность и амёбоидную морфологию. Таким образом, миксамебы для плазмодиофорид вообще не характерны.

Первичный (спорогенный) плазмодий покрыт многослойной оболочкой, состоящей из электронно-плотного вещества неизвестной природы. Хотя наличие оболочки не обеспечивает плазмодию постоянной формы, к амёбоидным движениям он все же не способен. Между тем, благодаря токам цитоплазмы хозяина через плазмодесмы, молодые плазмодии могут перемещаться из одной клетки хозяина в другую.

¹⁵ Эта точка зрения признается не всеми авторами.

У видов, паразитирующих на высших растениях, первичный плазмодий, как правило, формируется в летнее время, поэтому, его иногда называют «*летним плазмодием*».

Первичный плазмодий, скорее всего, всегда является гаплоидным, т.к. слияние образующих его первичных зооспор, никогда не наблюдалось. В процессе роста первичного плазмодия, его ядро претерпевает несколько митотических делений. В итоге плазмодий становится многоядерным (рис.23.4). Деление ядра относится к типу открытого, реже полуоткрытого (*Sorosphaera*) ортомитоза. Важной особенностью ортомитоза плазмодиофорид является то, что в ходе него ядрышко остается конденсированным. В метафазе оно вытягивается перпендикулярно плоскости деления, и затем расщепляется на 2 дочерних ядрышка. Вытянутое ядрышко и собранные в «метафазную пластинку» хромосомы создают вместе характерную крестообразную структуру. Поэтому деление ядра плазмодиофорид получило название *крестообразный митоз*. Этот тип ортомитоза известен только у плазмодиофорид, но и у них он происходит только во время роста плазмодиев. При споруляции плазмодиофориды осуществляют типичный ортомитоз.

Многократные деления ядер плазмодия как правило являются синхронными. Зрелый первичный плазмодий содержит от четырех до нескольких десятков ядер (обычно - 4, 8, 16, 32 и т.д.).

В процессе роста плазмодий начинает испытывать недостаток питательных веществ. В связи с этим, он начинает выделять в среду вещества гормональной природы, которые воздействуют на клетки хозяина, активируя в них ростовые процессы. В результате, зараженные клетки подвергаются гипертрофии, т.е. чрезмерно увеличиваются в размерах. В пораженной ткани формируются опухоли.

Через несколько суток после инфицирования (у *Woronina pythii* - через 48 часов) первичный плазмодий приступает к споруляции.

Тип DICTYOSTELIOPHYLES

Диктиостелий мукороидный *Dictyostelium mucoroides* Brefeld

Диктиостелиевые слизевики не отличаются морфологическим разнообразием. В большинстве случаев их плодовые тела состоят из сферической головки и тонкой ножки. Таков и *D. mucoroides*, обильно плодоносящий на агаризованных средах в лабораторной культуре.

х 20



Название «*Dictyostelium*» означает «сетчатая ножка». У представителей этого рода стебелек плодового тела действительно имеет сетчатую структуру, поскольку образован слипшимися клетками псевдоплазмодия.

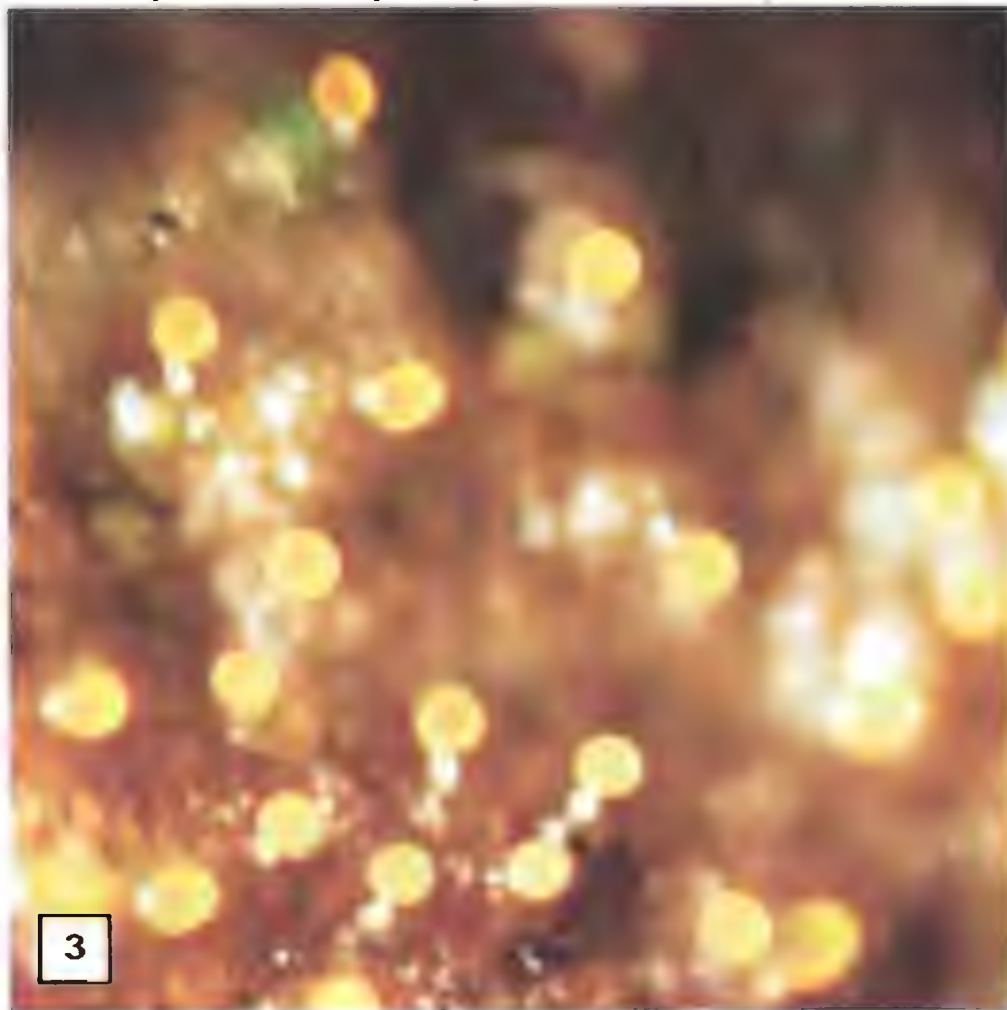
х 100



Тип PHYSAROPHYLES = MYXOMYCETES
Класс PROTOSTELIODES

Схизоплазмодиопсис ложноэндоспоровый

Schizoplasmodiopsis pseudoendospora Olive, Martin, Soian.



Эфемерные плодовые тела этой односпоровой протостелиды часто появляются в наших лесах на опавших ветках и коре поваленных стволов.

х 50



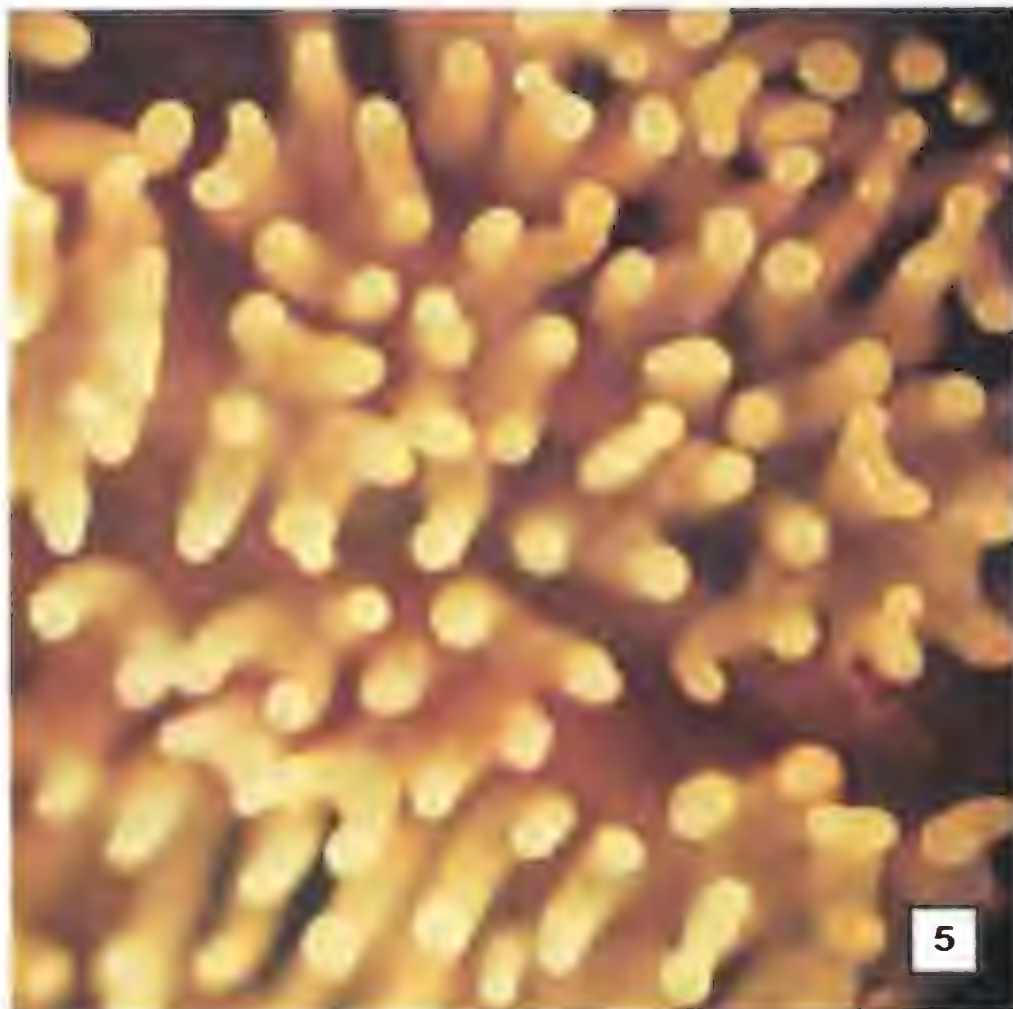
Плодовое тело *Sch. pseudoendospora* состоит из единственной споры и короткой, неклочной ножки. Высота плодового тела всего 0,025мм.

х 400

Церациомикса кустистая, форма кустистая *Ceratiomyxa fruticulosa* Schroeter. f. *fruticulosa*

Споруляция этого вида начинается с образования “спороносных рожек” видоизмененного гиноталлюса. В молодом состоянии “рожки” имеют вид полупрозрачных, блестящих веточек, окрашенных в молочно-белый или желтый цвет.

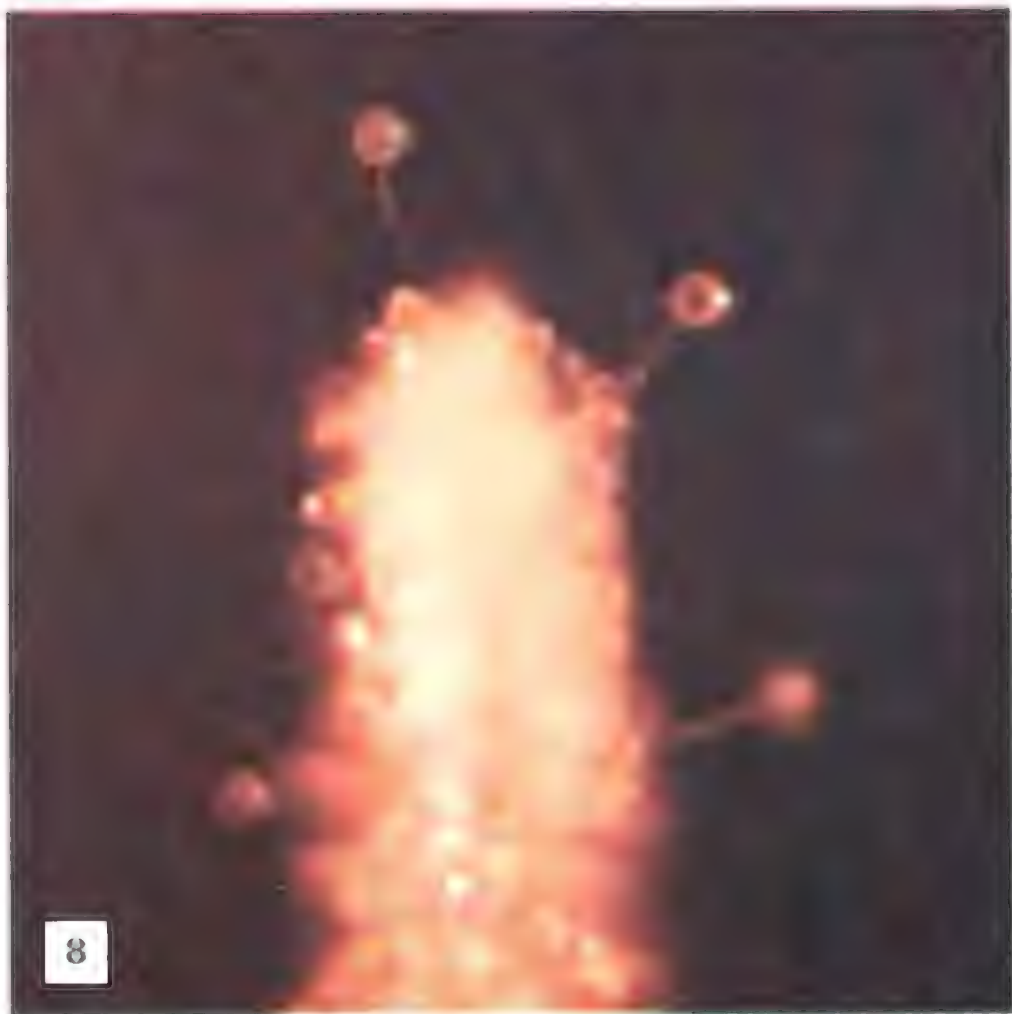
х 50





При созревании
“рожки” становятся
непрозрачными и
покрываются посте-
пенно созревающи-
ми односпоровыми
плодовыми телами.

х 100



На апексе “споронос-
ного рожка” при боль-
шом увеличении вид-
ны образующиеся
микроскопические
плодовые тела.

х 200

Общий вид зрелых плодовых тел церациомиксы напоминает соцветия белых хризантем. Вокруг рассеяны оранжевые апотеции дискамицета *Orbilia* sp.

х 20



Церациомикса кустистая, форма пориоидная *Ceratiomyxa fruticulosa* Schroeter. f. *porioides*.

Эта форма церациомиксы отличается тем, что “спороносные рожки” у неё имеют форму губчатой массы, напоминающей плодовые тела трутовиков рода *Poria*. Здесь мы встречаемся с явлением неогенеза (размножения незрелым состоянием), т.к. через “пориоидную” стадию проходит в своем развитии кустистая форма церациомиксы.

х 50



Класс ECHINOSTELIODES

Эхиностелий малый

Echinostelium minutum dBy in Rost.



Несмотря на название, это — самый крупный из эхиностелиев (до 0,5 мм выс.). Видна массивная, изогнутая к верхине ножка, и головка розовых спор. Левее можно увидеть плодовое тело протостелиды, имеющее в несколько раз меньшую высоту.

х 50



Под микроскопом виден ветвящийся канальиций, не образующий замкнутую сеть (диагностический признак вида), и полупрозрачные споры.

х 200

Эхиностелий пустоголовый

*Echinostelium
coelocerphalum*
Brooks et Keller

Колонка этой мелкой эхиностелииды имеет вид полой сферы (отсюда название вида), и мало чем отличается от обычной споры. На колонке видны рубцы места прикрепления уже рассеявшихся спор.

х 200



13

Класс MIXOGASTRISODES, отряд LICEIFORMES,
Семейство Liceaceae

Лицея крышечковая
Licea operculata (Wing.) Martin.

Лицеи выглядят невзрачно — обычно у них мелкие темно-коричневые спорангии. Этот вид отличается наличием длинной ножки, и тем, что спорангий открывается крышечкой (на фотографии видны её прозрачные разорванные края).

х 50



14

Семейство Reticulariaceae

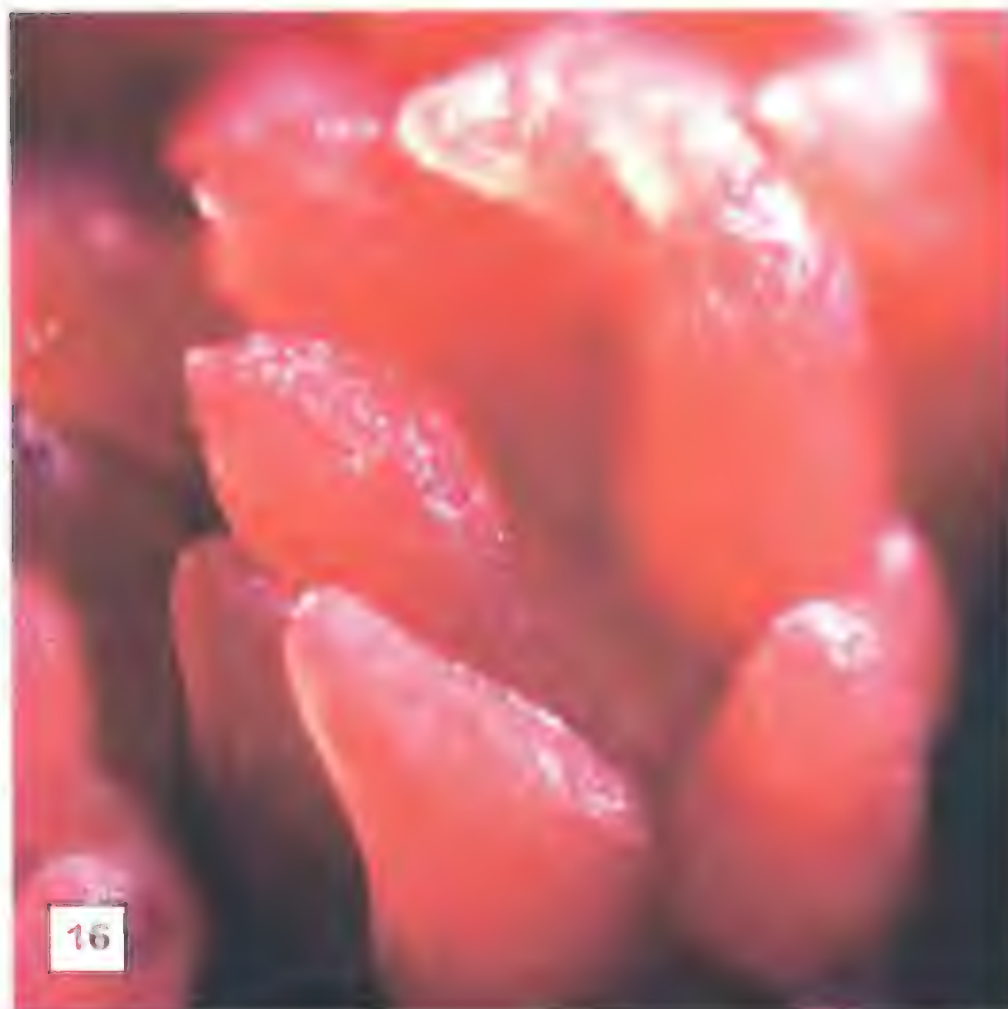
Тубифера ржавая

Tubifera ferruginosa (Batsch.) Gmel.



В отличие от личиц, спорангии тубифер сливаются боковыми стенками, и образуют ярко-розовые, постепенно буреющие псевдоталлы. *T. ferruginosa* отличается от других видов рода отсутствием псевдокапшлячка и ножки талла.

1 x 1



При увеличении становятся видны отдельные заостренные спорангии, образующие псевдоталл тубиферы.

x 20

Диктидеталий свинцовый *Dictydaethalium plumbeum* (Schum.) Rost. in A. Lister

Крупные подушковидные псевдоэталлии этого миксомицета имеют разнообразную окраску, от желтой до оливковой. Представленная здесь красно-коричневая форма иногда рассматривается как отдельный вид, *D. ferrugineum* Nann.-Brem.

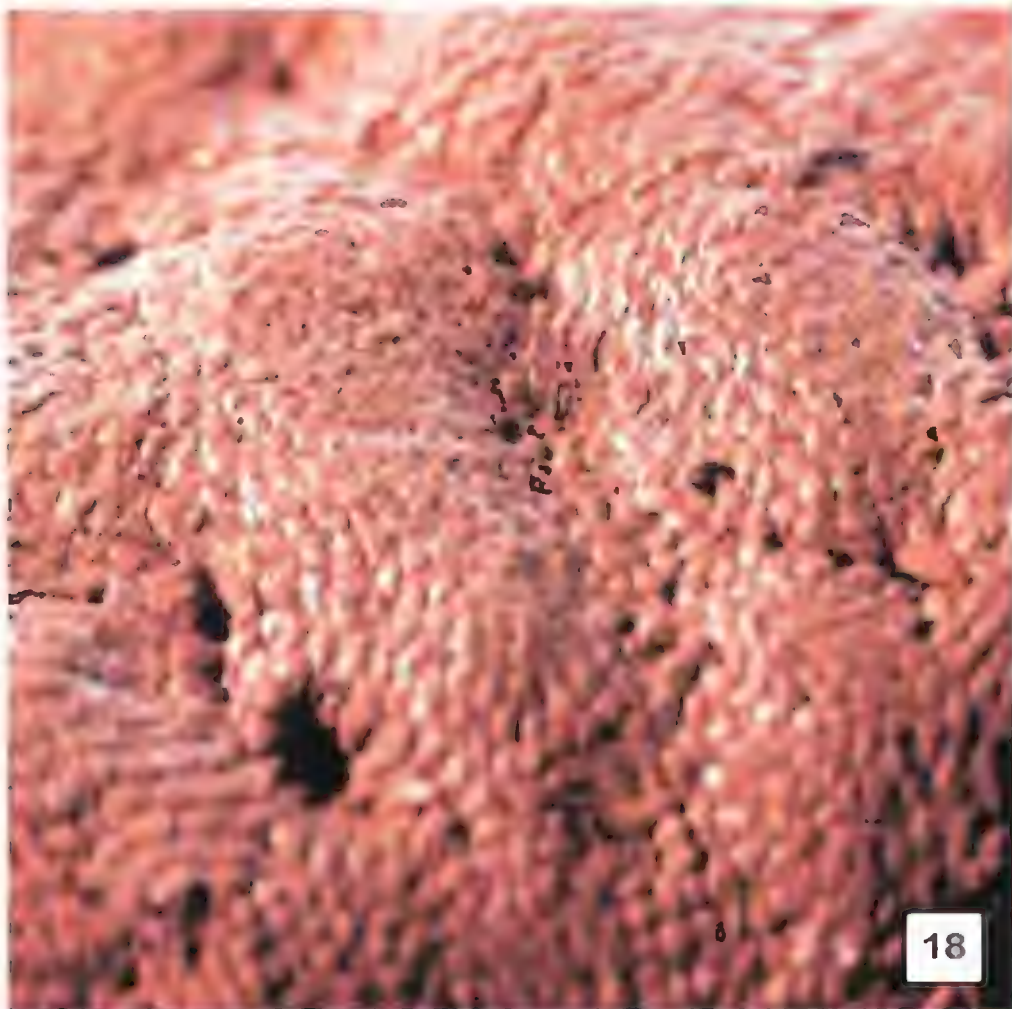
1 × 1



17

Верхнюю поверхность псевдоэталлия образуют крышечки отдельных спорангиев, еще не утративших своей индивидуальности.

× 20



18

Ретикулярия дождевик

Reticularia lycoperdon Bull.



19

Очень крупный слизевик, эталли которого достигают 8 см. За блестящий серебристо-серый кортекс, этот миксомицет в Латинской Америке называют “casa de Luna” “испращение луны”

1/2 nat. size



20

При вскрытии эталли становятся видны волоски псевдоканнилия и ржаво-коричневая масса спор.

1 x 1

Ликогала надревная (“волчье вымя”)

Lycogala epidendrum (L.) Fr.

Один из самых распространенных и заметных лишайников, известный еще с XVI в.

Крупные, до 1,5 см в диаметре, утолщения этого вида образованы множеством полностью слившихся спорангиев. В

зрелом состоянии утолщения *L. epidendrum* имеют карминно-розовую окраску.

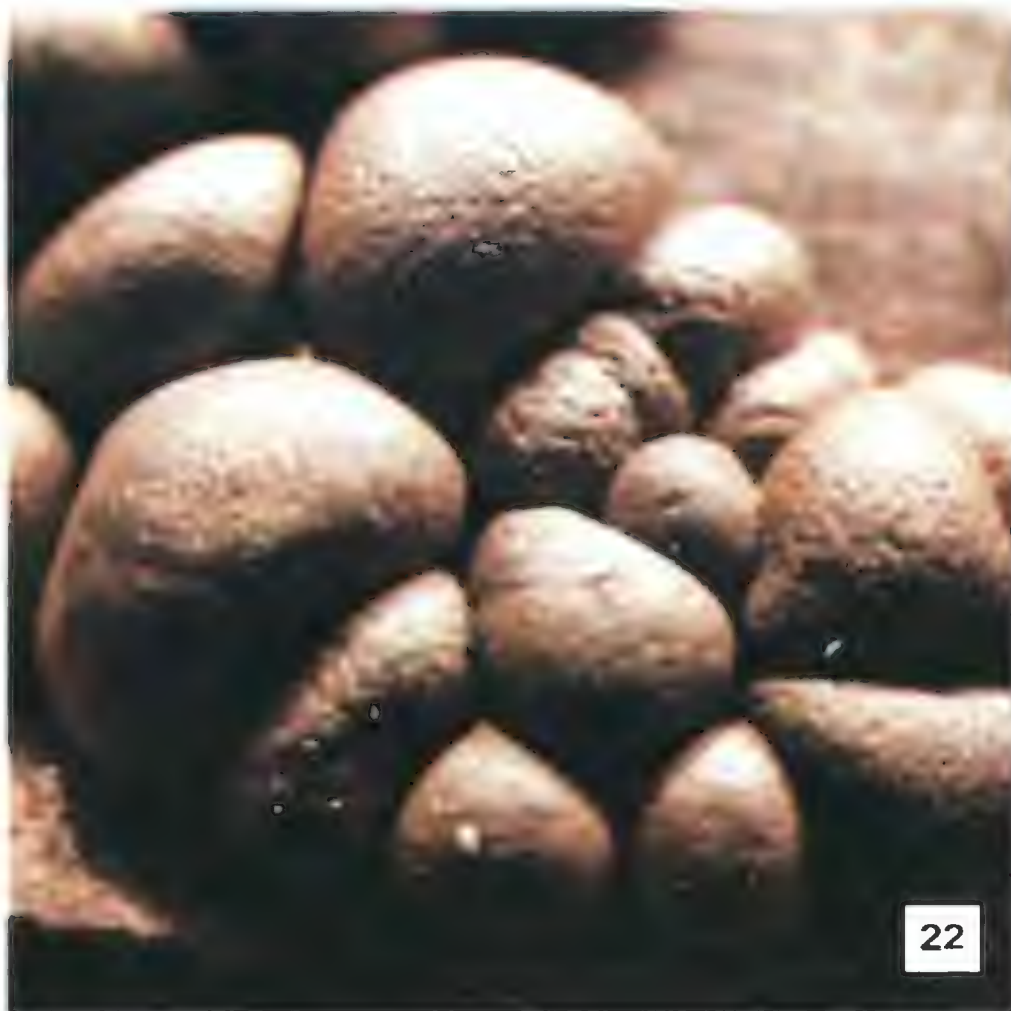
х 2



21

При созревании утолщения ликогалы становятся серо-коричневыми, а их кортекс покрывается мелкими чешуйками.

х 2



22

Семейство Cribrariaceae

Крибрария золотистая

Cribraria aurantiaca Schr.



Одна из крупных (до 2мм) крибрарий, заметная даже невооруженным глазом благодаря золотистой окраске спорангиев.

х 20



При увеличении хорошо видно, что основание головки образует пленчатая чашечка, а верхнюю часть "сетчатый перидий", через который рассеиваются споры.

х 50

Крибрария фиолетовая *Cribraria violacea* Rex.

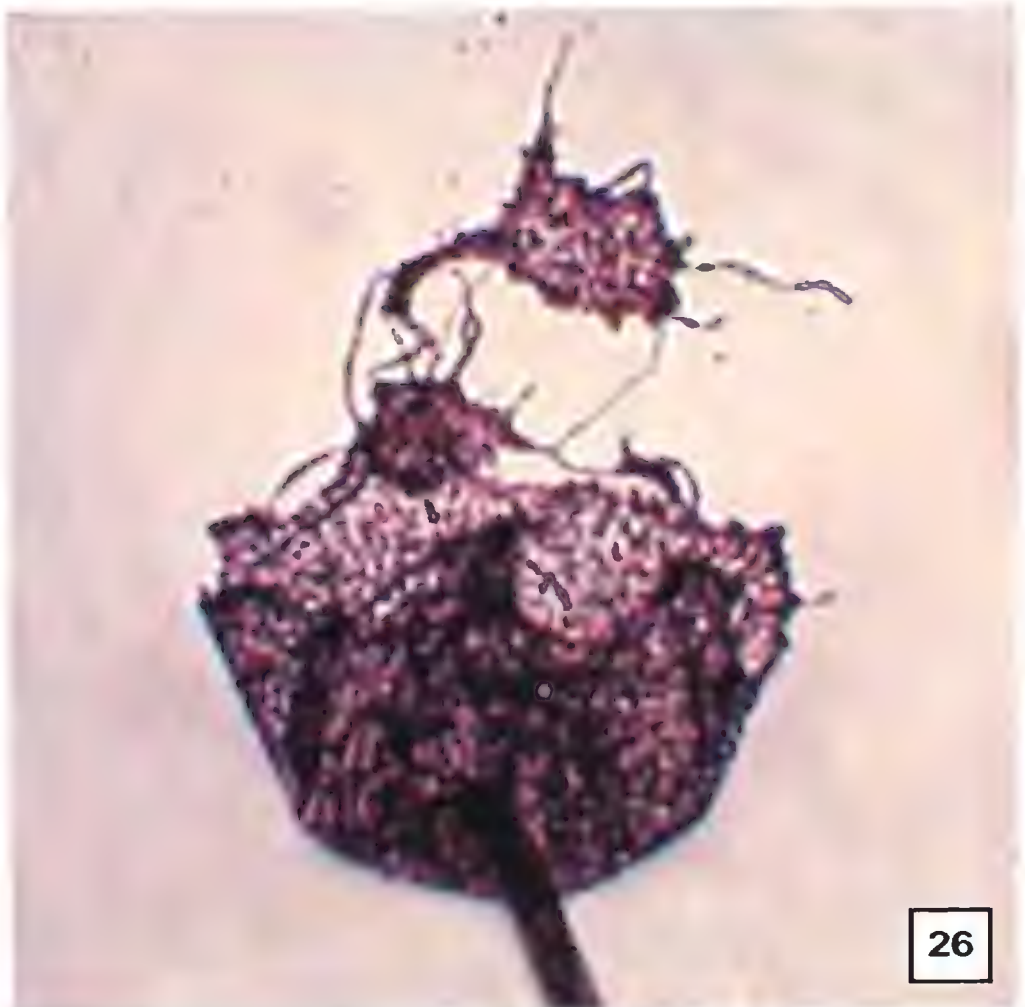
Эту мелкую, темно-фиолетовую крибрарию легко получить в условиях “влажной камеры”

х 20



Под микроскопом становится видна чашечка спорангия и очень крупные, угловатые узелки “сетчатого перидия”

х 100



Крибрария решетчатая

Cribraria cancellata (Batsch.) Nann.-Brem.



27

Этот исключительно красивый слизевик стал символом Международного Конгресса миксомицетологов. При созревании его перидий полностью превращается в сеточку, которая состоит из правильной системы продольных и поперечных нитей. Эти особенности позволили некогда И.Шрётеру обособить *C. cancellata* в отдельный род *Dictydium* Schr.

х 20

Крибрария глинистая

Cribraria argillacea (Pers.) Pers.



28

Малозаметный вид, имеющий скученные коричневатые спорангии, и неправильную, легко разрушающуюся сеть перидия.

х 20

Отряд TRICHIIFORMES,
Семейство Trichiaceae

Перихена сжатая
Perichaena depressa Libert

Спороангии этой распространённой перихены образуются тесными группами, и сдавливая друг друга боковыми стенками, приобретают угловатую форму. При созревании они открываются крышечками, обнажая ярко-жёлтую массу спор и канцилиция.

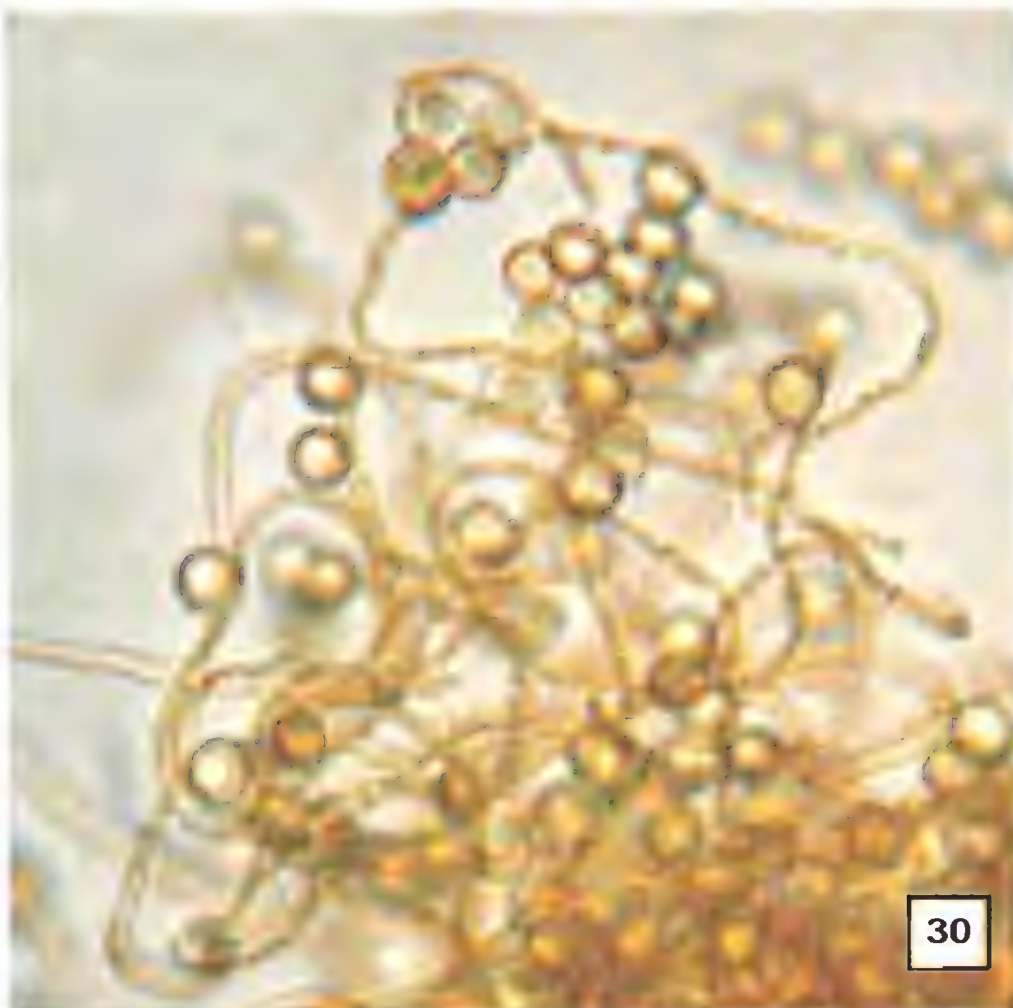
х 20



29

Канцилиций у перихен состоит из тонких маловетвящихся нитей, покрытых шипиками и бородавочками. Видны также округлые мелко-бородавчатые споры.

х 200



30

Арцирия обнаженная

Arcyria denudata (L.) Wetst.



31

Широко распространенный, типовой вид арцирии, отличающийся ярко-пурпурной окраской плодовых тел. Хорошо видна ножка с плоской чашечкой, и прикрепленная к ней овальная масса канцелиция.

× 20



32

Под микроскопом видны нити канцелиция, обильно анастомозирующие, и покрытые шипиками.

× 200

Арцирия серая
Arcyria cinerea (Bull.) Pers.

Этот вид часто развивается на дернинах мха в условиях “влажной камеры”. Его отличительная черта — белая или сероватая, цилиндрическая сеточка каплевыделения.

х 20



Арцирия замечательная
Arcyria insignis Kalchbr.

Очень красивый вид, образующий характерные “розетки” карминно-розовых спорангиев.

х 20



Арцирия поникающая
Arcyria obvelata (Oeder) Onsberg.



Одна из самых крупных и обычных арцирий. Её бледно-желтые спорангии образуют группы высотой до 1,2 см. После созревания, капиллиций отделяется от чашечки, и разносится ветром подобно "перекати-поле" рассеивая споры.

х 4

Арцирия яблоковидная
Arcyria pomiformis (Leers) Rost.



А это — напротив, очень мелкая арцирия. Она отличается сферической формой сеточки капиллиция и неглубокой, малозаметной чашечкой.

х 50

Гемитрихия червеобразная *Hemitrichia serpula* (Scop.) Rost. in A. Lister

Очень характерный, легко отличимый вид. Образует сетчатые плазмодиокарпы ярко-желтого цвета. Видно, как через трещины пленчатого перидия пробивается капиллярный

× 20



Пити капиллярция у *H. serpula* украшены спиральными утолщениями и шипиками, а споры крупной сеточкой.

× 200



Гемитрихия булавовидная
Hemitrichia clavata (Pers.) Rost. in Fuckel



Эта гемитрихия отличается глубокой, воронковидной чашечкой, в которой расположена сеть канальцев. Такой облик сближает её с некоторыми арцириями.

х 20

Метатрихия осиная
Metatrichia vesparium (Basch.) Nann.-Brem.



Этот вид получил своё название из-за сходства плодовых тел с осиным гнездом. Спорангии, собранные на общей ножке, в молодом состоянии закрыты крышечками.

х 20

При созревании крышечка отбрасывается, и сеть капиллиция расправляется подобно пружине, рассеивая споры.

х 20



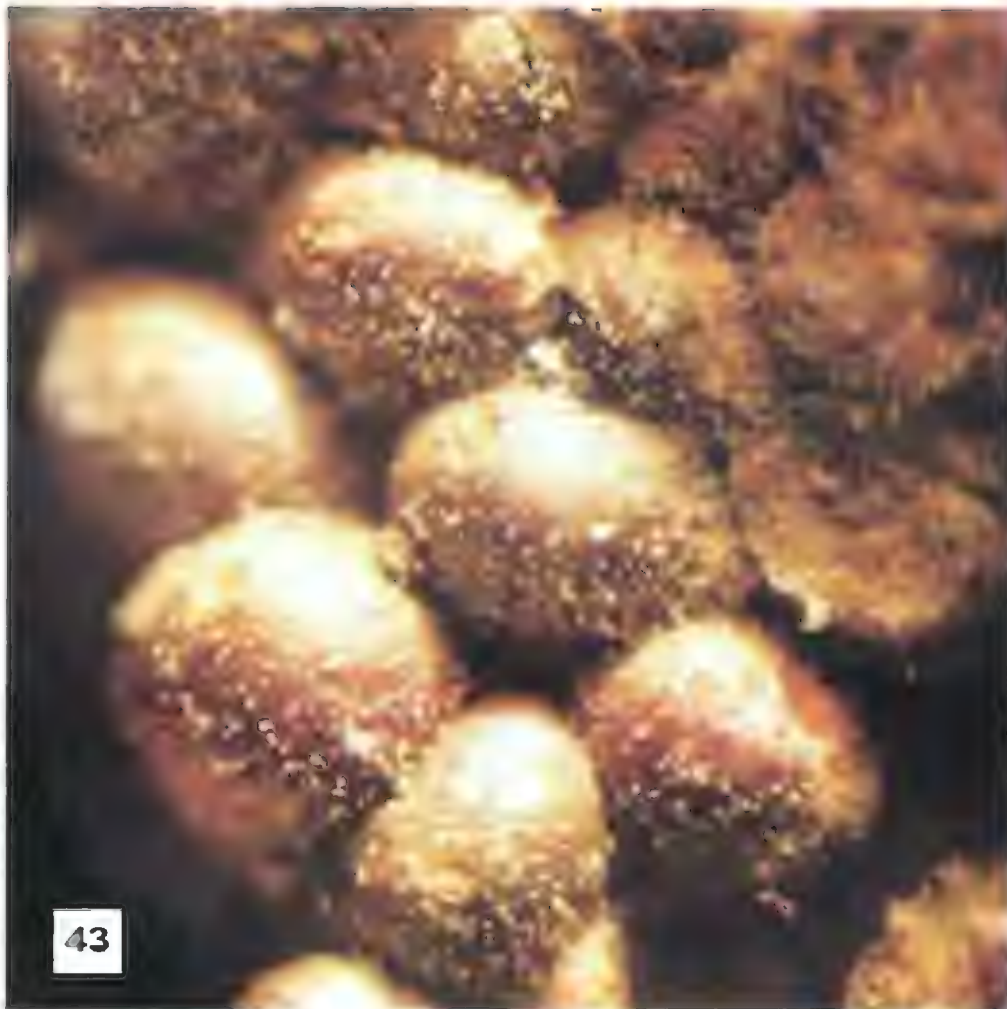
Капиллиций метатрихи покрыт длинными щетинками

х 200



Трихия изменчивая

Trichia varia (Pers.) Pers.



43

Этот вид внешне неотличим от ряда других трихий, также образующих скопления сферических, золотисто-желтых спорангиев.

х 20



44

Лишь под микроскопом становятся видны элатеры, украшенные двумя слабо-закрученными спиралями утолщений — характерная особенность *T. varia*.

х 200

Трихия сотовая *Trichia favoginea* (Batsch.) Pers.

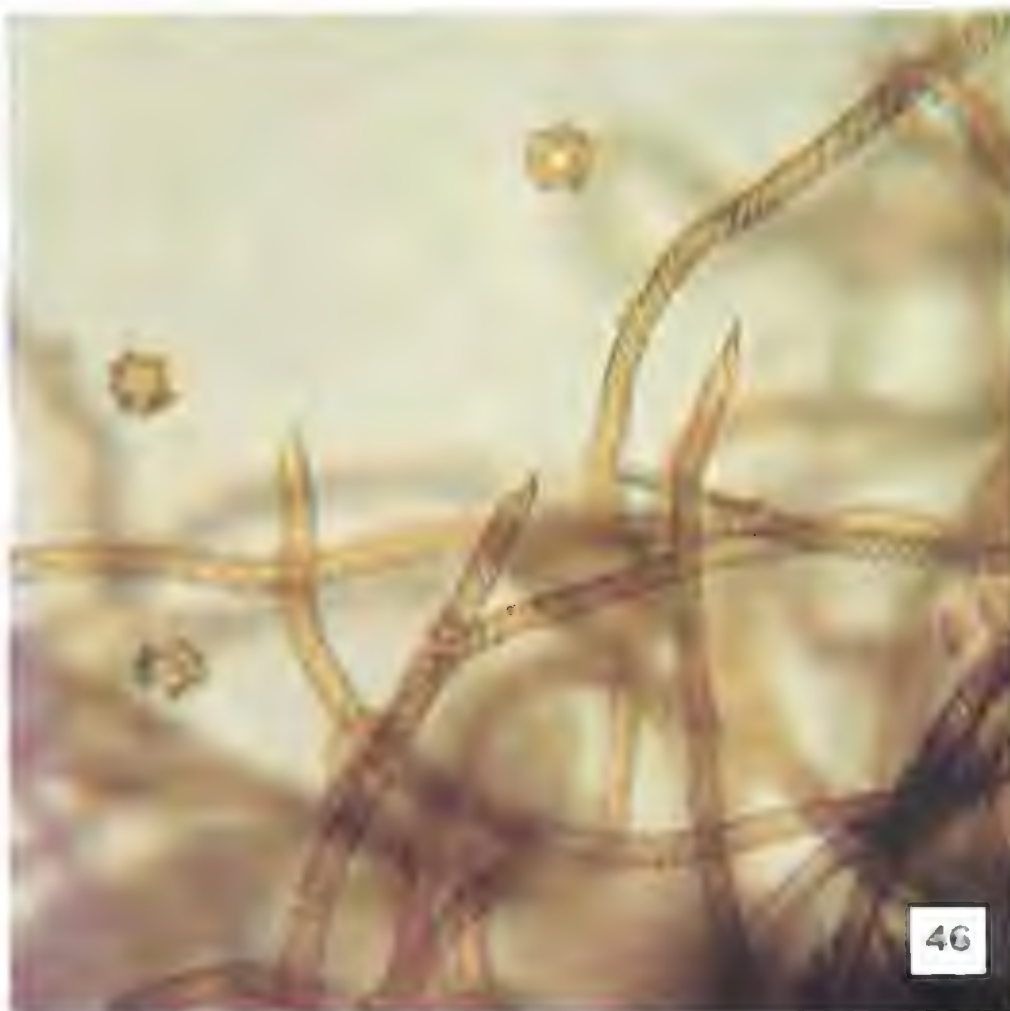
Эта распространенная трихия также трудно отличима от других представителей рода без использования микроскопа.

х 20

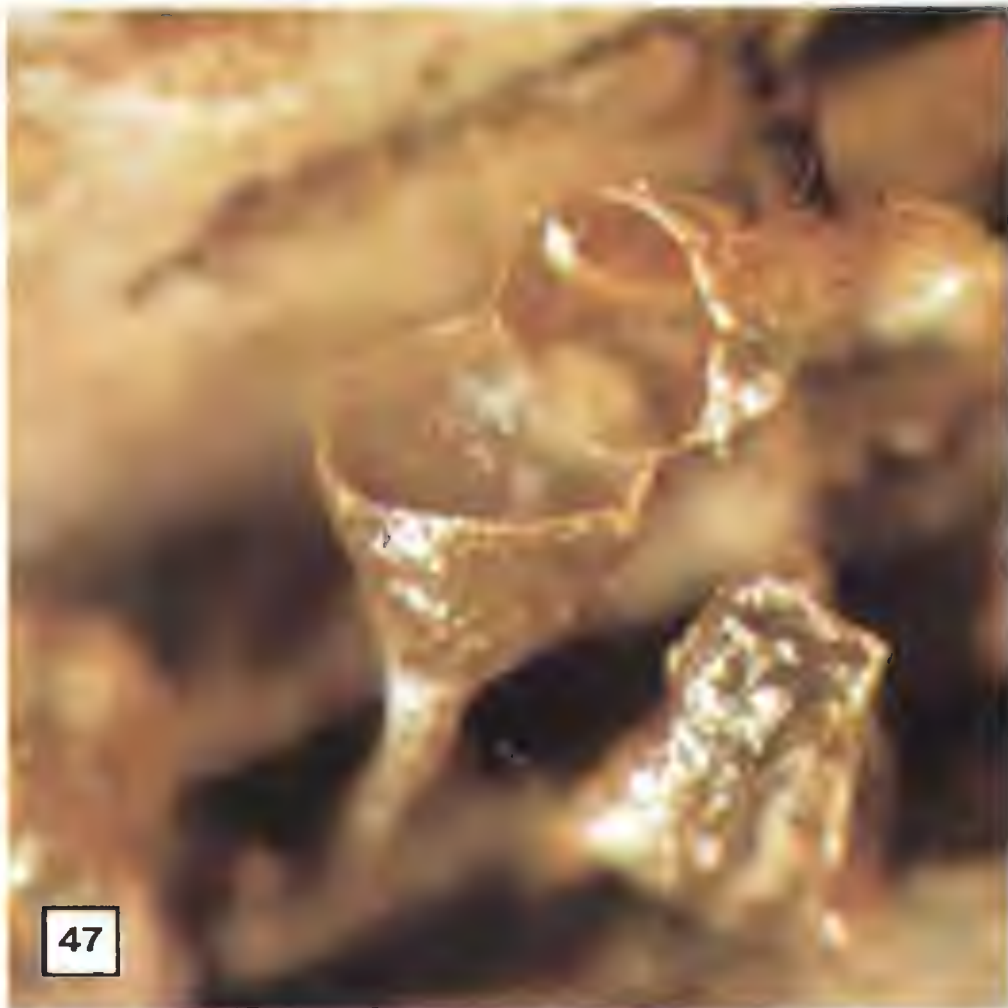


При увеличении видны характерные признаки вида — крупносетчатые споры и густые ряды спиральных утолщений на элатерах.

х 200



Трихия обманчивая
Trichia decipiens (Pers.) Macbr.



47

Спороангии этого вида при созревании открываются крышечками, высвобождая массу спор и элатер. На фотографии споры уже рассеялись, и сохранились лишь пустые стебельчатые чашечки спорангиев.

х 20

Трихия шершавая
Trichia scabra Rost.



48

Эта трихия часто образует на мертвой древесине обширные скопления золотисто-желтых спороношений.

х 2

Сферические спорангии *T. scabra* трудно отличимы от *T. varia* и *T. favoginea*.

х 20



49

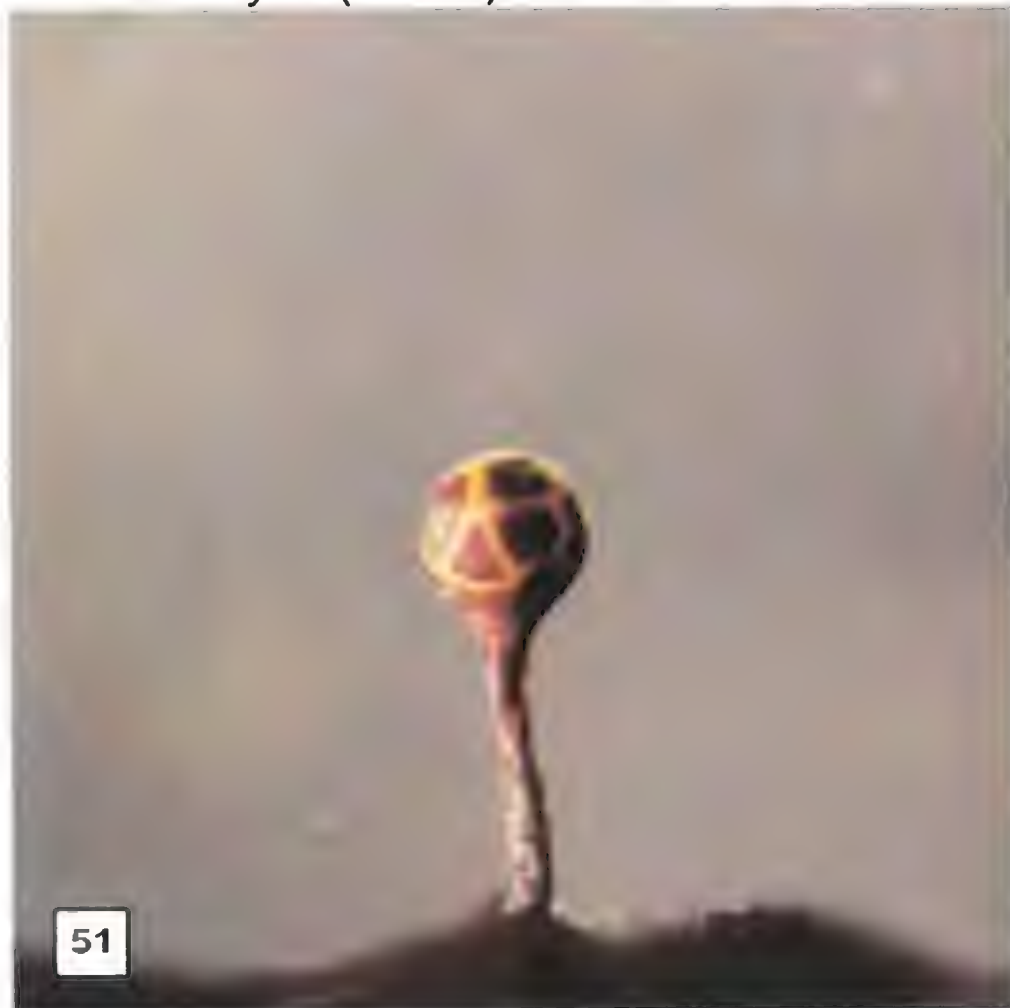
Под микроскопом заметны отличительные черты этого вида: мелкосетчатые споры и элатера, покрытая, кроме спиральных утолщений, мелкими шипиками.

х 200



50

Трихия гроздевидная
Trichia botrytis (Gmel.) Pers.



Этот вид легко отличим благодаря наличию длинной темно-коричневой ножки и желтых прожилок на коричневом перидии.

х 20



При вскрытии спорангия высвобождается коричневато-желтый капиллиций и овальные споры.

х 40

**Отряд PHISARIFORMES,
Семейство Physaraceae**

Физарум зеленый
Physarum viride (Bull.) Pers.

Плодовые тела физарумов очень разнообразны по форме и окраске. *Ph. viride* отличается от других видов рода благодаря зеленовато-желтой окраске перидия. Он часто образует обширные колонии, видимые невооруженным глазом благодаря многочисленности плодовых тел.

х 20



53

Физарум шароносный
Physarum globuliferum (Bull.) Pers.

Этот вид отличается удлиненной белой ножкой, сильно пронитанной солями кальция.

х 20



54

Физарум обманчивый

Physarum decipiens Curt.



55

Один из физарумов, образующих плазмодиокарны. Передний вида инкрустирован крупными гранулами

х 40

Бадамия капсулоносная

Badhamia capsulifera (Bull.) Berk.



56

Белоснежные округлые спорангии этого вида часто покрывают кору поваленных деревьев. От других видов рода *B. capsulifera* отличается тем, что её споры образуют плотные агрегаты до 20 мкм.

х 10

Леокарп хрупкий
Leocarpus fragilis (Dicks.) Rost.

Очень характерный вид, обратнаяйцевидные спорангии которого покрыты блестящим хрящеватым перидием. Пожка представляет собой неоформленное продолжение гностапнуса.

х 20



57

Кратерий белоголовый
Craterium leucocephalum (Pers.) Ditmar

Спорангии у кратериев открываются крышечкой, после отделения которой остается чашечка, заполненная черной массой спор с белыми узелками канелиция. *C. leucocephalum* отличается от других видов рода окраской спорангиев, белых в верхней части и коричневых у основания.

х 20



58

**Фулиго септированный,
разновидность септированная**
Fuligo septica (L.) Wigg. var. *septica*



Один из самых крупных и известных слизевиков, образующий серовато-белые угатки до 20 см шириной.

1/2 nat. size

Фулиго септированный, разновидность желтая
Fuligo septica (L.) Wigg. var. *flava* Pers.



Не менее распространенной является и желтая разновидность *F. septica*, имеющая, как правило, несколько меньшие размеры.

1 x 1

Семейство Didymiaceae

Дидимий ногтевидный

Didymium clavus (Alb. et Schw.) Rab.

Отличительная черта этого вида — уплощенные, дисковидные спорангии, расположенные на длинной коричневой ножке. Сквозь гребенный обызвествленный перидий видна темная масса спор и капиллиция.

х 20



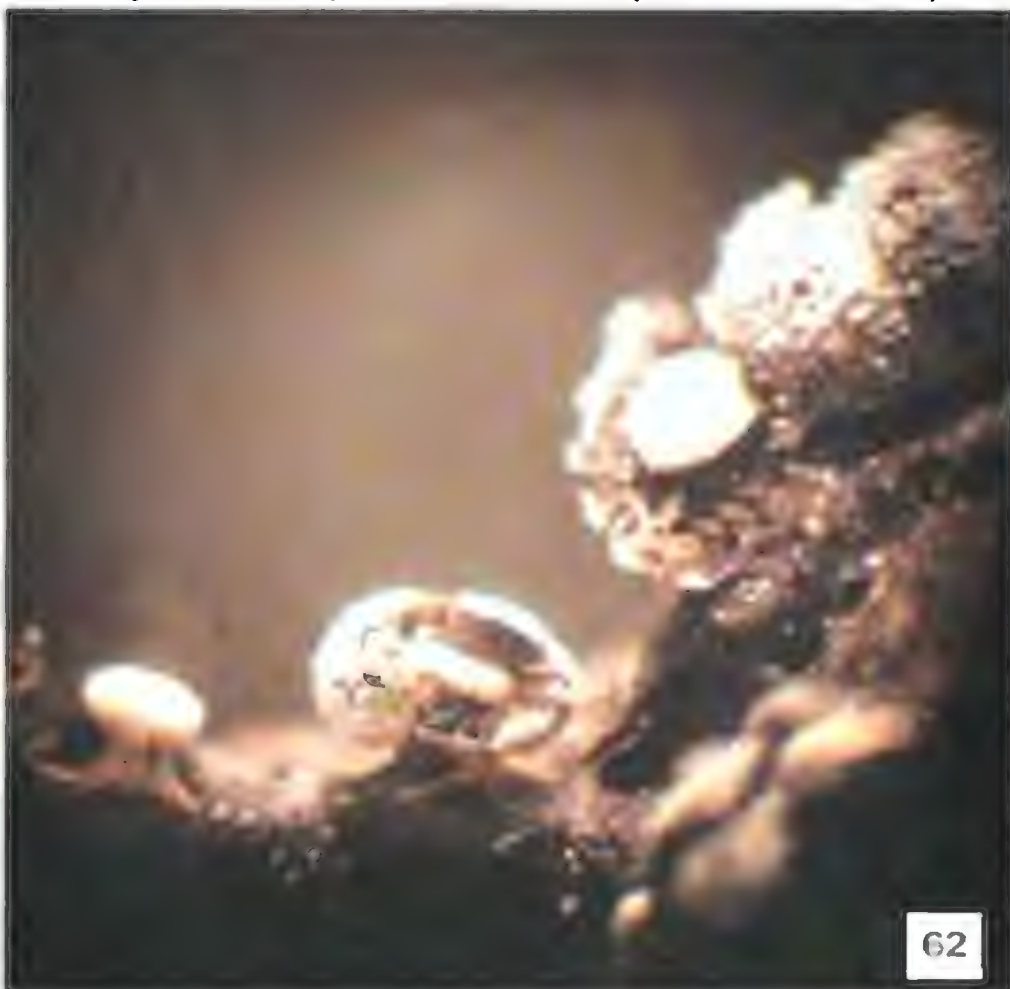
61

Дидимий чешуйчатый

Didymium squamulosum (Alb. et Schw.) Fr.

Гиногалиос у этого вида образует обызвествленную пленочку, из центра которой поднимается ножка. Последняя заканчивается дисковидной колонкой (на фото — в центре и справа), которую окружает система капиллиция, покрытая зернистым перидием. При созревании, спороносная головка часто отделяется, оставляя на субстрате лишь ножку, увенчанную колонкой (на фото слева).

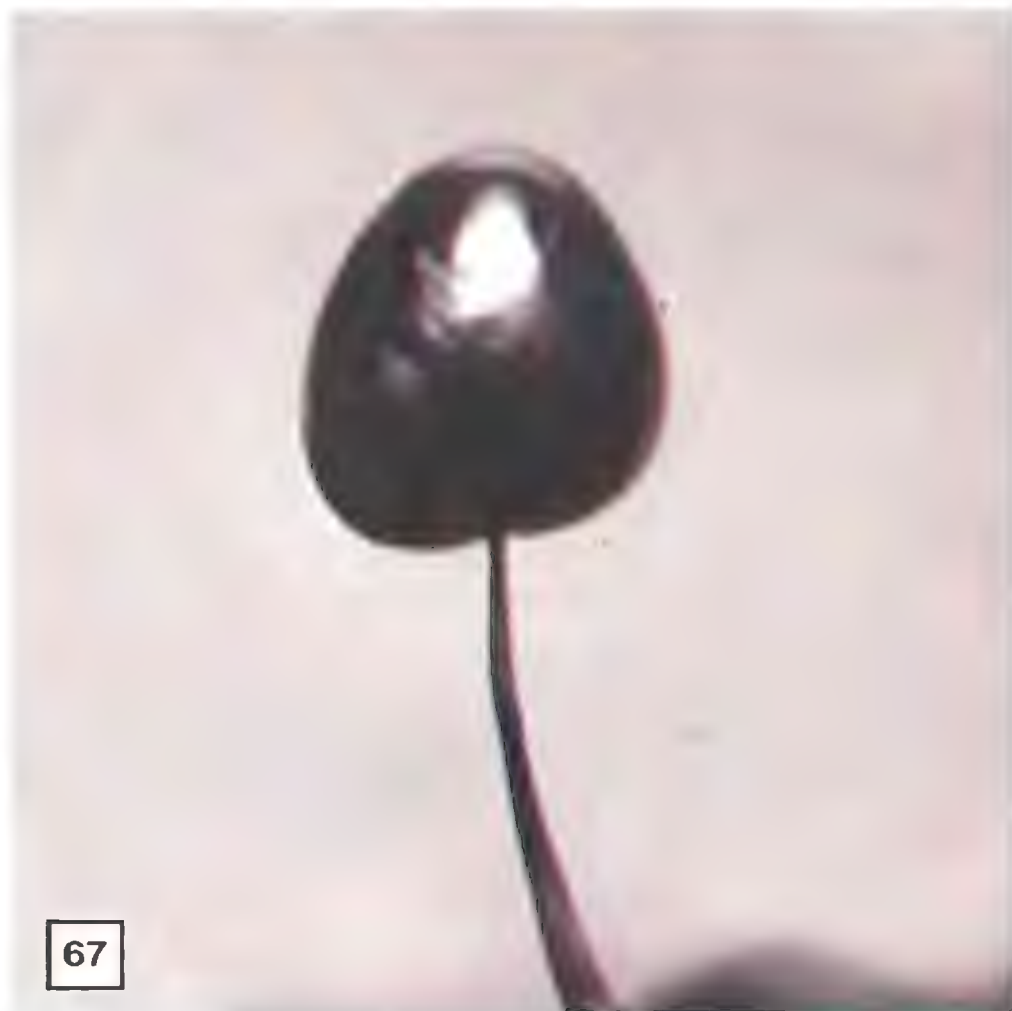
х 20



62

Коматриха черная

Comatricha nigra (Pers.) Schroeter.



67

Характеризуется сравнительно крупными размерами (до 8 мм) и черными, яйцевидными спорами. На фотографии представлен молодой спорангий, покрытый блестящим, ещё не разрушенным перидием.

х 20

Коматриха красивенькая

Comatricha pulchella (Bab. et Berk.) Rost.



68

Этот вид отличают цилиндрические красно-ваго-коричневые спорангии на коротких ножках. Видна плотная система канальцев, лишенная, однако, поверхностной сеточки.

х 20

Стемонитопсис рогозовидный *Stemonitopsis typhina* (Wiggers) Nann.-Brem.

Этот вид длительное время рассматривался в составе рода *Comatricha*, однако затем был вынесен оттуда Н.Е.Наннэнгой-Бремеками с учетом структуры почки и каннилицы. От других видов рода *Stemonitopsis*, *S.typhina* отличается долго сохраняющимся перидием с металлическим блеском.

х 20



69

Стемонария длинная *Stemonaria longa* (Peck.) Nann.-Brem., Scharma, Yamam.

При взгляде невооруженным глазом, этот интересный вид не всегда легко отличить от крупных представителей рода *Stemonitis*, таких как *S.fusca* или *S.splendens*. Лишь при увеличении становится видна специфическая структура каннилицы, лишенного поверхностной сети и состоящего из немногочисленных нитей, отходящих от колонки.

х 50



70

Симфитокарп вялый

Symphytocarpus flaccidus (A.Lister) Nann.-Brem.



Спороношения этого вида напоминают удлиненные спорангии крупных стемонитисов, таких как *S.splendens*, к которому этот вид некогда относили в ранге разновидности. Однако детальное рассмотрение показывает отсутствие поверхностной сети спорангиев и их слияние в псевдоталлий.

х 1

Стемонитис бурый

Stemonitis fusca Roth.



Самый известный, но отнюдь не самый обычный вид стемонитисов. Отличается сравнительно крупными размерами (до 2 см выс.), темно-бурой окраской и сетчатыми спорангиями.

х 2

Стемонитис красивый
Stemonitis splendens Rost.



73

Этот самый крупный из стемонитисов, достигающий 2,5 см в высоту и образующий мощные раскидистые пучки спорангиев.

х 1,5



Пучки спорангиев *S.splendens* часто образуют колонии, достигающие иногда 40 см в диаметре.

1/4 nat. size



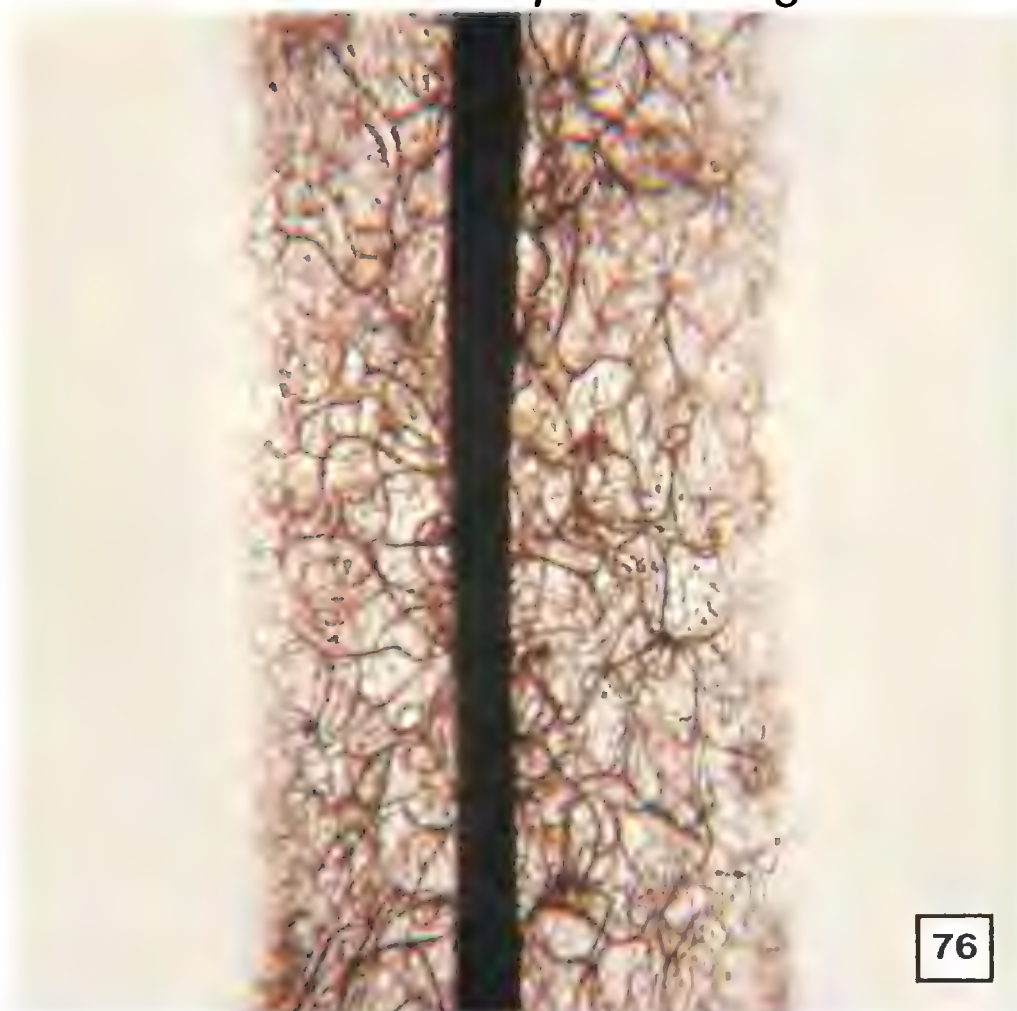
Несмотря на гигантские размеры и характерный облик, *S.splendens* может быть точно идентифицирован только с использованием микроскопа. При увеличении становится виден тонкий стебель колонки, её мелкие черные ветви и очень крупные (до 100 мкм) ячейки поверхностной сеточки спорангия. Именно размеры сеточки и являются главной отличительной чертой *S.splendens*

x 20

Стемонитис бледный *Stemonitis pallida* Wing. in Macbr.

Мелкие виды стемонитисов практически невозможно различить без микроскопа. *S. pallida* отличаются извилистыми, с пленчатыми утолщениями, ветви колонки, мелкие шишковатые споры и бледно-коричневая окраска спорангия.

х 40

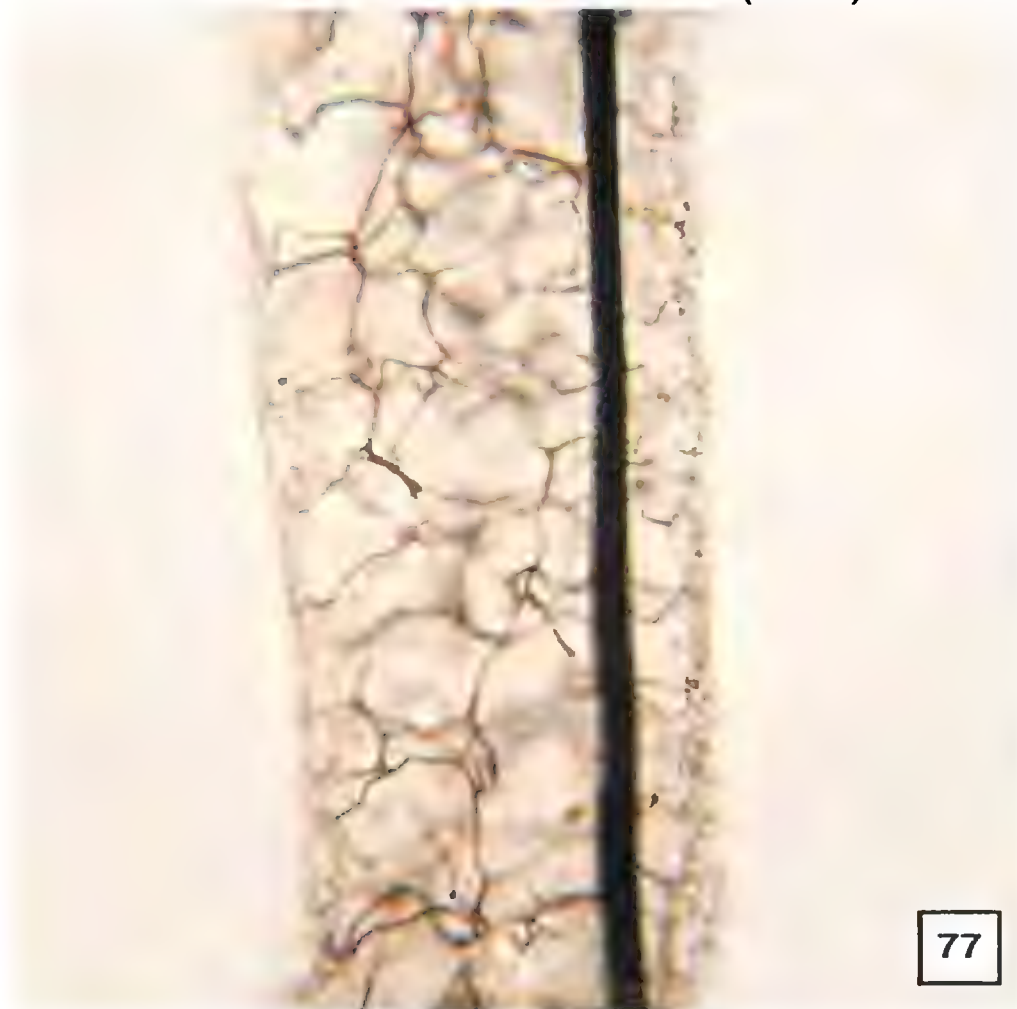


76

Стемонитис осеносный *Stemonitis axifera* (Bull.) Macbr.

Один из самых распространенных видов стемонитисов, довольно крупный (до 1,5 см выс.), но не всегда идентифицируемый без микроскопа. Его отличают тонкие, прямые ветви колонки, и мелкие гладкие споры.

х 40



77

Тип PLASMODIOPHOROPHYTES

Воронина многоцистовая

Woronina polycystis Cornu



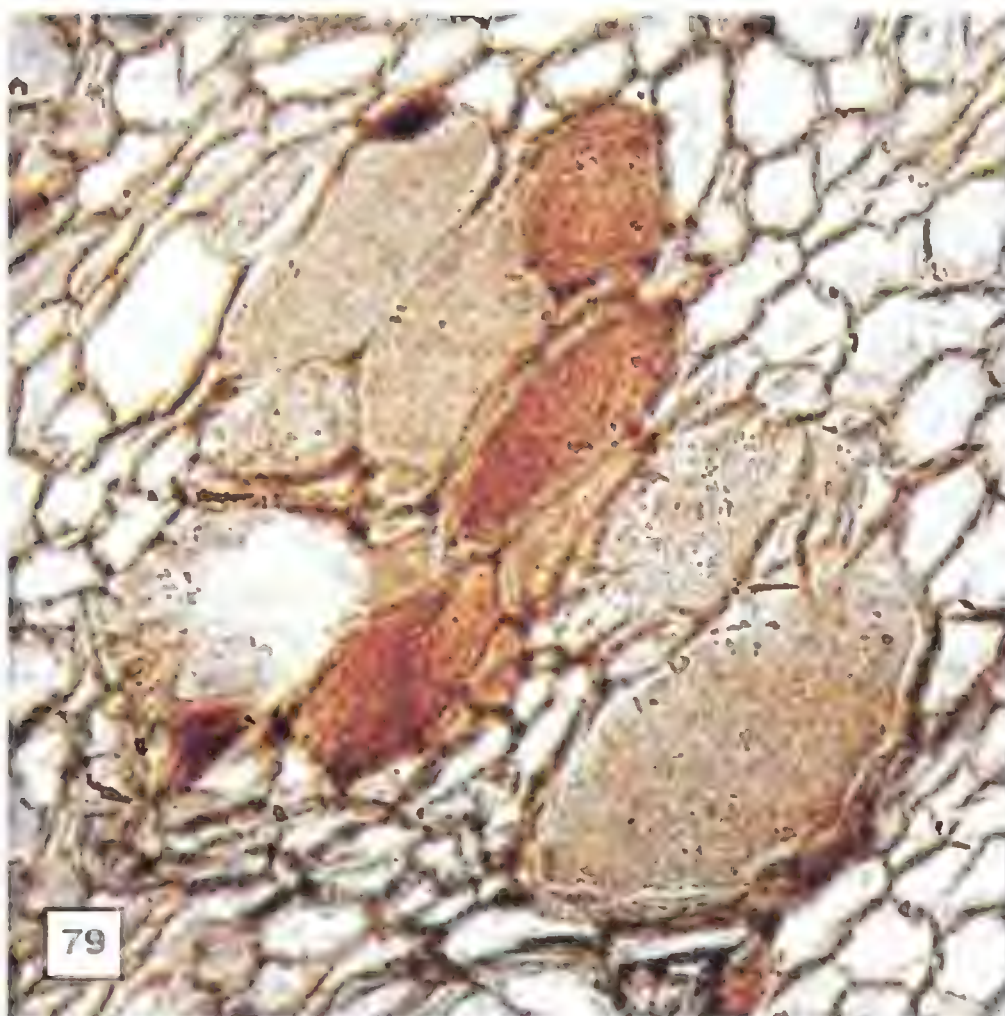
Род *Woronina*, названный в честь первооткрывателя плазмодиофорид М.С.Воронина, длительное время рассматривался как представитель ложных грибов - оомицетов. Однако это - типичная плазмодиофорида, паразитирующая на водных гетероконтах.

На фотографии виден сё первичный плазмодий (ниже) и спорангиоосорус (выше) в клетках организма-хозяина. Хорошо видны устья долек спорангиоосоруса.

х 200

Плазмодиофора капустная

Plasmodiophora bassicae Woronin



Это - самый известный представитель плазмодиофоровых слизевиков, открытый еще в XIXв. и давший название всей группе. На фотографии видны гипертрофированные клетки корня капусты, заполненные массой цист плазмодиофоры.

х 200

ПЕРВАЯ РАССЕЛИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ

Споруляция - зооспорогенез

Процесс споруляции начинается с синхронного, не крестообразного деления ядер плазмодия. Одновременно, в цитоплазме формируются пузырьки, которые окружают образовавшиеся ядра, и затем сливаются, разделяя протопласт плазмодия на несколько одноядерных участков - *долек*. Последние становятся спорогенными клетками. Распадаясь на дольки плазмодий становится плодовым телом - *спорангиосорусом* (рис.23.5 и 25.1.б). По некоторым данным, плазмодий может превращаться в спорангиосорус не целиком. При этом он образует выпячивания, которые выступают за пределы клетки инфицированного растения и превращаются в спорангиосорусы. Однако, в большинстве случаев спорангиосорус образуются голокарпически, т.е. в его формировании участвует весь протопласт плазмодия.

Ядра долек спорангиосоруса подвергаются двум - четырем последовательным митотическим делениям. В результате, в каждой долке образуется 4-12 *вторичных зооспор* (рис.23.6). Процесс образования зооспор называют *зооспорогенезом*.

Зооспоры обычно покидают окружающие их оболочки (клеточную стенку хозяина и оболочку дольки спорангиосоруса) через специальные выводные отверстия, которые образует клетка-долька. Однако, нередко высвобождение зооспор происходит только после разрушения или разложения окружающих оболочек.

Вторичные зооспоры морфологически неотличимы от первичных (рис.23.7). Они проникают в клетки организма-хозяина, пробивая оболочку клетки с помощью «шипа» и дают начало новым первичным плазмодиям. В течение одного сезона этот цикл может повториться десятки раз.

Однако, и вторичные зооспоры, и первичные плазмодии способны вступать на альтернативный путь развития, переходя в

цистогенную фазу жизненного цикла. Этот переход обусловлен протеканием полового процесса.

ЦИСТОГЕННАЯ ФАЗА

Название этой фазы связано с тем, что она завершается образованием цист. Включает вторую трофическую и вторую расселительную стадии.

ВТОРАЯ ТРОФИЧЕСКАЯ СТАДИЯ

Половой процесс

Половой процесс у плазмодиофорид изучен недостаточно. Само его существование в большинстве случаев не доказано, а лишь предполагается на основании косвенных данных¹⁶. В то же время, этот тип размножения видимо играет очень важную роль в жизненном цикле плазмодиофоровых слизевиков.

У разных представителей группы, а возможно и в пределах одного вида возможны две формы полового процесса :

Изогаметогамия. Вторичные зооспоры, в отличие от первичных, могут играть роль гамет. В процессе копуляции их протопласты сливаются (рис.23.8), но объединение ядер не происходит. В результате образуется двуйдерная зооспора, несущая 4 жгутика (рис.23.9). Она инфицирует клетку хозяина характерным для плазмодиофорид способом, с помощью «шипа» (рис.23.10).

Изохологамия. Оказавшись внутри одной клетки хозяина, первичные плазмодии, вероятно, способны сливаться, осуществляя, таким образом, хологамный половой процесс (рис.23.12).

¹⁶ Современные представления о формах полового процесса плазмодиофорид разработаны Д.С.Ингремом и И.Томмером (Ingram, Tommerup, 1972 и др.), и включают не только наблюдения, но и умозрительные заключения. Так, изохологамия, автогамия и дикариотическая организация таллома (см. ниже) у плазмодиофорид никогда не наблюдались, но их существование Ингрем и Томмер доказали на основании изучения других стадий жизненного цикла.

В результате слияния вторичных зооспор или первичных плазмодиев образуется клетка, несущая генетически-разнокачественные ядра. Слияние этих ядер, видимо, происходит не сразу, и длительное время они сохраняют гаплоидное состояние и делятся путем крестообразного митоза. В результате образуется многоядерный плазмодий, содержащий ядра двух типов, т.е. *дикариотический* (рис.23.11). В противоположность гаплоидному первичному плазмодию, дикариотический плазмодий называют *вторичным* или *цистогенным*.

Вторичный плазмодий

Жизнедеятельность вторичного плазмодия мало чем отличается от первичного. Число ядер в нем также увеличивается благодаря крестообразному митозу. Он также питается осмотрфно, и тоже выделяет гормоноподобные вещества для активации роста клетки-хозяина. У видов, паразитирующих на высших растениях, вторичные плазмодии, как правило, формируются в конце осени, и поэтому их иногда называют «*зимними плазмодиями*».

Зимний плазмодий часто отличается от летнего более крупными размерами, и, иногда, локализацией в организме-хозяине. Так, у представителей родов *Plasmodiophora* и *Ligniera* первичные плазмодии локализованы в клетках корневых волосков, а вторичные плазмодии - в клетках первичной коры корня, где они вызывают образование гигантских опухолей. Однако, главным отличием вторичных плазмодиев является все же их дикариотичность.

Диплоидизация

Неизвестно, как долго вторичный плазмодий сохраняет свое дикариотическое состояние. Однако в итоге его ядра сливаются друг с другом, т.е. осуществляют кариогамню. Вторичный плазмодий становится диплоидным (рис.23.13).

Остается недоказанным, что кариогамия всегда происходит только между генетически-разнокачественными ядрами. Вполне возможно и слияние идентичных ядер, причем это процесс может происходить как в первичном, так и во вторичном плазмодии. При

этом первичный плазмодий диплоидизируется, минуя дикариотическую стадию. В этом случае можно говорить о автогамии, т.е. самооплодотворении. Автогамия могла бы рассматриваться как третий тип полового процесса плазмодиофорид, но ее существование у них остается неподтвержденным.

Так или иначе, цистогенный плазмодий становится диплоидным. Вскоре он прекращает рост и переходит к споруляции. Это происходит примерно через 30-36 часов после его проникновения в клетку хозяина.

ВТОРАЯ РАССЕЛИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ

Споруляция - цистогенез

Начало споруляции диплоидного плазмодия связано с мейотическим делением его ядер (рис.23.14.). Именно обнаружение мейоза у большинства плазмодиофорид заставляет предположить наличие у них той или иной формы полового процесса, даже если это явление непосредственно не наблюдается.

Мейоз у плазмодиофорид типичный для эукариотов. У многих видов обнаружен синаптонемальный комплекс. В профазе мейоза ядра перестают быть видны в световой микроскоп, поэтому в ранних работах этот этап рассматривали как «безъядерную» стадию развития плазмодия.

После прохождения мейоза все ядра плазмодия становятся гаплоидными, причем часть их (около 15%) сразу же дегенерирует. Вокруг каждого из оставшихся гаплоидных ядер происходит обособление участка цитоплазмы. Вскоре плазмодий распадается на одноядерные протопласты, называемые *энергидами* (рис.23.15). Энергиды являются спорогенными клетками. По мере созревания, они покрываются толстой оболочкой и образуют *цисты* или *покоящиеся споры* - клетки, служащие для распространения и перенесения неблагоприятных условий (рис.23.17). Оболочка цист двух- или четырехслойная, содержит хитин. Процесс образования покоящихся спор называют *цистогенезом*. Он завершается через 54-72 часа после проникновения плазмодия в клетку хозяина.

Через 7-10 дней после завершения цистогенеза, ядро цисты претерпевает митотическое деление с образованием двух дочерних ядер. Вскоре, одно из них дегенерирует, и циста опять становится одноядерной. Значение этого процесса неизвестно.

Как правило, один плазмодий распадается на несколько десятков цист, которые могут быть собраны в структуры двух типов:

1. Массы спор представляют собой группы отдельных, несвязанных спор, происходящих из одного плазмодия. Они сохраняют морфологическую целостность только находясь в клетке хозяина. При этом, клеточная стенка хозяина функционирует в качестве «оболочки» споровой массы. Как только эта оболочка разрушается, масса распадается на отдельные споры. Такой тип спороношения характерен для рода *Plasmodiophora* (см. рис.25.1).

2. Цистосорусы - примитивные плодовые тела, целиком состоящие из спор. В отличие от споровых масс, цисты здесь связаны друг с другом своими стенками. Поэтому цистосорус после высвобождения из клетки-хозяина ведет себя как единое целое (рис.23.16) и обладает морфологией, обеспечивающей ему распространение в таком целостном виде. Часто, один плазмодий может давать начало нескольким цистосорусам.

Цистосорусы отличаются от спорангиосорусов (плодовых тел спорогенной фазы) тем, что составляющие их споры не прорастают подвижными клетками прямо на месте образования, а распространяются в непроросшем состоянии и эксцистируются лишь спустя длительное время.

Морфология цистосорусов используется в качестве диагностического признака при разграничении родов плазмодиофорид. Так, эти структуры могут иметь вид сфер, дисков, тетрад (групп по 4 споры), октад (групп по 8 спор), или обладать неправильной формой (см. рис.25.2-10)

Распространение и прорастание спор

Накопление покоящихся спор в клетке растения-хозяина приводит к разрыву ее оболочки, а у высших растений - к разрушению покровных тканей хозяина. При этом, цисты высвобождаются в окружающую среду. Но в некоторых случаях они остаются в оболочке клетки хозяина вплоть до ее разложения бактериями.

Распространение покоящихся спор пассивное. В воде они переносятся течением, а в почве могут перемещаться червями, насекомыми, дождевыми потоками и т.п. Считается также, что в их распространении могут участвовать животные, питающиеся пораженными растениями.

Споры способны долго сохраняться, прорастая лишь при благоприятных условиях. Как правило, они формируются осенью, перезимовывают, и прорастают весной. При прорастании образуются гаплоидные первичные зооспоры, которые заражают новые растения.

ЭКОЛОГИЯ

Плазмодиофориды - облигатные внутриклеточные паразиты зеленых растений (включая зеленые водоросли и сосудистые растения) и гетероконтных протистов (оомицетов и желтозеленых водорослей). Средой их распространения служит вода. Поэтому плазмодиофориды паразитируют либо на водных организмах, либо, используя почвенную влагу, проникают в подземные, а через них - и в надземные органы высших растений. Пораженные ткани, как правило, подвергаются гипертрофии, в результате чего образуются опухоли и пустулы. Повреждая некоторые культурные растения (картофель, томат, капусту) плазмодиофориды наносят значительный вред сельскому хозяйству.

Распространение плазмодиофорид по Земному шару изучено недостаточно. Известно лишь, что многие виды являются космополитами.

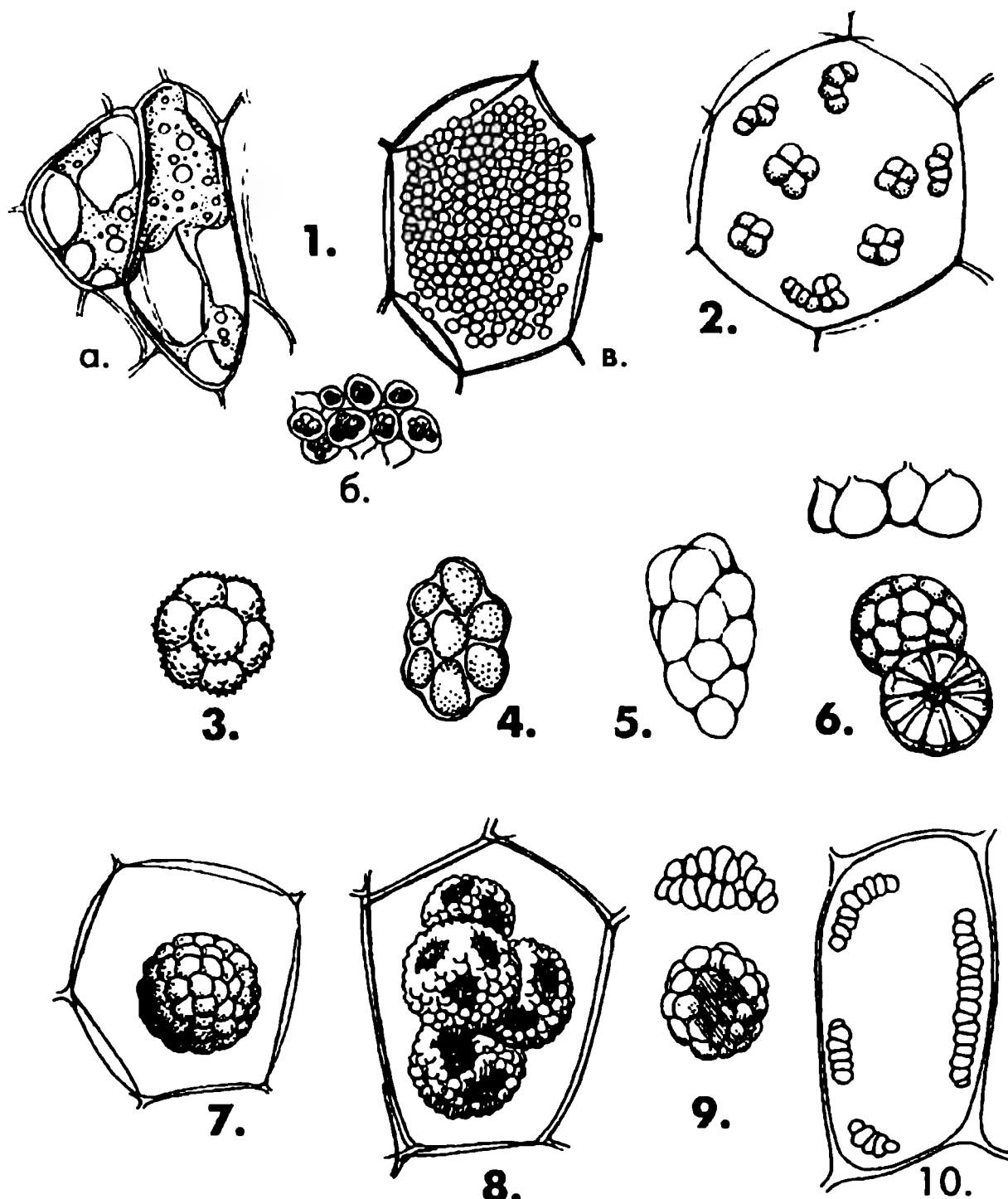


Рис.25.Представители плазмодиофорид (по: Margulis et al., 1990; и др.).

1–*Plasmodiophora brassicae* (а–вторичные плазмодии в клетках хозяина, б–спорангиосорус, в–масса спор в клетке хозяина), 2–*Tetramyxa rhizophaga*: цистосорусы в клетке хозяина, 3–*Octomyxa achlyae*: цистосорус, 4–*Polymyxa graminis*: цистосорус, 5–*Ligniera isoetes*: цистосорус, 6–*Woronina pythii* (а–спорангиосорус, б–цистосорус), 7–*Sorosphaera veronicae*: цистосорус в клетке хозяина, 8–*Spongospora subterranea*: цистосорусы в клетке хозяина, 9–*Sorodiscus karlingii*: цистосорус (а – вид в разрезе, б – вид сверху), 10–*Membranosorus heterantherae*: цистосорусы в клетке хозяина;

СИСТЕМАТИКА

Первый представитель группы, *Plasmodiophora brassicae*, был описан русским учёным М.С.Ворониным в 1887 г. В настоящее время известно 46 видов плазмодиофорид.

Систематическое положение группы в филогенетической системе ещё не установлено. Молекулярно-генетические исследования плазмодиофорид впервые были проведены совсем недавно (Castelbury, Domier, 1998), и не дали однозначных результатов. По одним критериям плазмодиофориды родственны физаровым слизевикам, на основании чего мы и помещаем обе группы в одно царство. Однако, по другим признакам плазмодиофориды близки к *Alveolobiontes* - группе, объединяющей инфузорий, споровиков и динофитов.

Система плазмодиофорид недостаточно разработана. Обычно в пределах группы выделяют один отряд, включающий одно семейство *Plasmodiophoraceae*. В данное семейство входят 14 родов, отличающихся, в первую очередь, морфологией спороношений.

Род *Plasmodiophora* Woronin

Цисты не собраны в цистосорусы, а залегают в оболочке клетки-хозяина в виде свободной массы. Паразитируют на высших растениях, как правило спорогенная фаза развивается в корневых волосках, а цистогенная - в первичной коре корня.

Характерный представитель - *Plasmodiophora brassicae* Woronin (рис.25.1, фото 79), возбудитель «килы» (гипертрофии) корней капусты и других крестоцветных.

Род *Tetramyxa* Goebel

Цисты собраны по 4, т.е. цистосорусы представляют собой тетрады спор. Паразитируют на корнях голосеменных и цветковых растений.

Характерный представитель - *Tetramyxa rhizophaga* Lihnell (рис.25.2), паразит корней можжевельника.

Род *Octomyxa* Couch, Leitner, Whiffen

Цисты собраны по 8 (реже 6-9), т.е. цистосорусы обычно представляют собой октады спор. Паразитируют на ложных грибах - оомицетах.

Характерный представитель - *Octomyxa achlyae* Couch, Leitner, Whiffen (рис.25.3), паразитирует на водных оомицетах рода *Achlya*.

Род *Polymyxa* Ledingham

Цистосорусы неправильной формы, содержат до нескольких десятков спор. Паразитируют на цветковых растениях, преимущественно из семейств маревых и злаковых.

Характерный представитель - *Polymyxa graminis* Ledingham (рис.25.4), поражает корни злаков, в частности пшеницы.

Род *Ligniera* Maire et Tison

Цистосорусы неправильной формы, содержат от 3 до нескольких десятков спор. Морфологически близки к роду *Polymyxa*. Паразитируют на споровых и цветковых растениях - плаунах, лютиковых, сложноцветных, злаковых и др.

Своеобразный представитель - *Ligniera isoetis* Palm (рис.25.5), паразитирует на плаунах рода *Isoetes*.

Род *Woronina* Cornu

Цистосорусы в виде сплошной сферы. Паразитируют на оомицетах и желтозеленых водорослях.

Длительное время род *Woronina* рассматривался как представитель низших оомицетов.

Характерный представитель - *Woronina polycystis* Corda (рис.25.6, фото 78), паразитирует на гетероконтных протистах.

Род *Sorosphaera* Schroeter

Цистосорусы в виде поллой сферы. Паразитируют на цветковых растениях.

Характерный представитель - *Sorosphaera veronicae* Schroeter (рис.25.7), поражает корни вероники.

Род *Spongospora* Brunhorst

Цистосорусы в виде губчатой сферы. Паразитируют на подземных органах цветковых растений, преимущественно из семейства пасленовых.

Характерный представитель - *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerheim, = *S. solani* (рис.25.8), возбудитель «порошистой парши» клубней картофеля: на поверхности клубня образуются пустулы, которые, разрываясь, высвобождают темно-коричневую порошистую массу цистосорусов.

Род *Sorodiscus* Lagerheim et Winge

Цистосорусы в виде двуслойного диска. Паразитируют на оомицетах, зеленых водорослях и высших растениях.

Характерный представитель - *Sorodiscus karlingii* Cook (рис.25.9), паразитирует на водорослях рода *Chara*.

Род *Membranosorus* Ostensfeld et Petersen

Цистосорусы в виде однослойной пластинки. Паразитируют на высших растениях.

Характерный представитель - *Membranosorus heterantherae* Ostensfeld et Petersen (рис.25.10), паразитирует на растениях рода *Heteranthera*.

Царство ЭВГЛЕНОБИОНТЫ - EUGLENOBIONTES

(от греч. eu- собственно, и glene - глаз)
=Euglenoids Leedale, 1974;
=Euglenontes Starobogatov, 1984;
=Euglenozoa Corliss, 1991;
=Euglenobionta Kusakin, Drozdov, 1994.

Это царство объединяет организмы, имеющие одноклеточный, колониальный или псевдоплазмодиальный таллом, и обладающие амeboидной, монадной, реже коккоидной морфологической структурой. Все эвгленобионты - аэробы; в группе широко представлены как автотрофные, так и гетеротрофные формы. Обитают они в воде и на суше; это - свободноживущие, редко паразитические формы.

Строение клетки своеобразно, несет некоторые архаичные черты. В клетке присутствует от одного до нескольких ядер; деление ядра - закрытый внутриядерный ортомитоз.

Жгутиковый аппарат состоит из 1, 2, реже 3, 4, или сотен жгутиков. Мастигонемы фиброзные или отсутствуют. Часто присутствует мощный параксиальный тяж.

Пластиды присутствуют у многих видов, возможно представляют собой клетки симбиотических хлоробионтов, покрыты трехслойной мембраной, содержат хлорофиллы а и b, каротины β и γ ; тилакоиды в стопках по три.

Клеточные покровы - плазмалемма, пелликула. У некоторых видов имеется клеточная оболочка, содержащая целлюлозу, что в частности характерно для спор *акразиевых слизевиков*.

Митохондрии присутствуют, лишь у некоторых видов вторично утрачены. Морфология митохондриальных крист - наиболее яркая отличительная черта эвгленобионтов. Кристы обычно имеют перетяжку у основания, и в результате являются дисковидными, везикулярными или мешковидными.

Запасной полисахарид - β -1,3 [1,6]- глюкан. Рибосомы эукариотического типа. Аппарат Гольджи представлен типичными диктиосомами, или группами уплощенных пузырьков.

Отдельные представители эвгленобионтов были описаны **Х.Г.Эренбергом** (Ehrenberg) еще в начале XIXв., однако вплоть до недавнего времени они рассматривались в пределах ряда неродственных групп, и относились к царствам растений, животных и грибов. Единство эвгленобионтов впервые показал **Дж.П.Лидейл** (Lecedale, 1974) на основании ультраструктурных данных, таких как преимущественно дисковидная форма митохондриальных крист, одностороннее (гребенчатое) расположение мастигонем, наличие параксиальных тяжей и ряд особенностей в строении цитоскелета.

К эвгленобионтам относятся следующие группы низших эукариотов: *эвгленовые водоросли* (традиционно рассматривавшиеся в пределах низших растений), *стефанопогонофилеи* (ранее относимые к инфузориям), *перколмонады* и *лиромонады* (жгутиковые и амeboидные свободноживущие организмы, ранее рассматривавшиеся как простейшие животные), а также *кинетопластиды* (включая *Trypanosoma*, возбудителя сонной болезни, *Leishmania*, возбудителя лейшманиоза человека, и *Bodo*, обычных представителей планктона пресных водосмов).

Кроме того, в царство эвгленобионтов входит немногочисленная группа организмов, известных как *акразиевые слизевики*. Они обладают типичным для слизевиков жизненным циклом, и поэтому традиционно изучались микологами как представители *клеточных слизевиков*. На этой группе мы остановимся подробнее.

Тип¹⁷ АКРАЗИДЫ -
Phylum ACRASIOPHYLES
Kusakin et Drozdov, 1997

(от греч. *acrasis* - невоздержанность)

= Heterolobosea Page et Blanton, 1985
(от греч. *hetero* - разный, и *lobos* - лопасть)

Класс АКРАЗИЕВЫЕ СЛИЗЕВИКИ
- Classis ACRASIIDES
Kusakin et Drozdov, 1997
= Acrasiees Van Tieghem, 1880;
Acrasiomycetes (partim) Raper, 1973;

БИОЛОГИЯ

Трофическая стадия жизненного цикла акразид представлена амебоидными клетками (миксамебами), жгутиконосные клетки известны не у всех видов. Миксамебы способны образовывать неподвижный псевдоплазмодий. Последний формирует плодовые тела - сорусы или сорокарпы, в которых происходит экзогенное спорообразование. Сорокарпы состоят либо из шаровидных спороносных головок на стебельках, либо из ветвящихся цепочек спор. При созревании, клеточная часть плодовых тел полностью распадается на споры, стенки которых не всегда содержат целлюлозу. Споры прорастают новыми миксамебами или жгутиконосными клетками.

Жизненный цикл проходит в гаплофазе. Половой процесс и агамные отношения не обнаружены.

¹⁷ В состав типа *Acrasiophytes* входит несколько классов, но лишь один из них (*Acrasiiodes*) включает представителей, относящихся к жизненной форме слизевиков. Поэтому мы не приводим характеристику типа *Acrasiophytes*, и не рассматриваем другие классы этого типа.

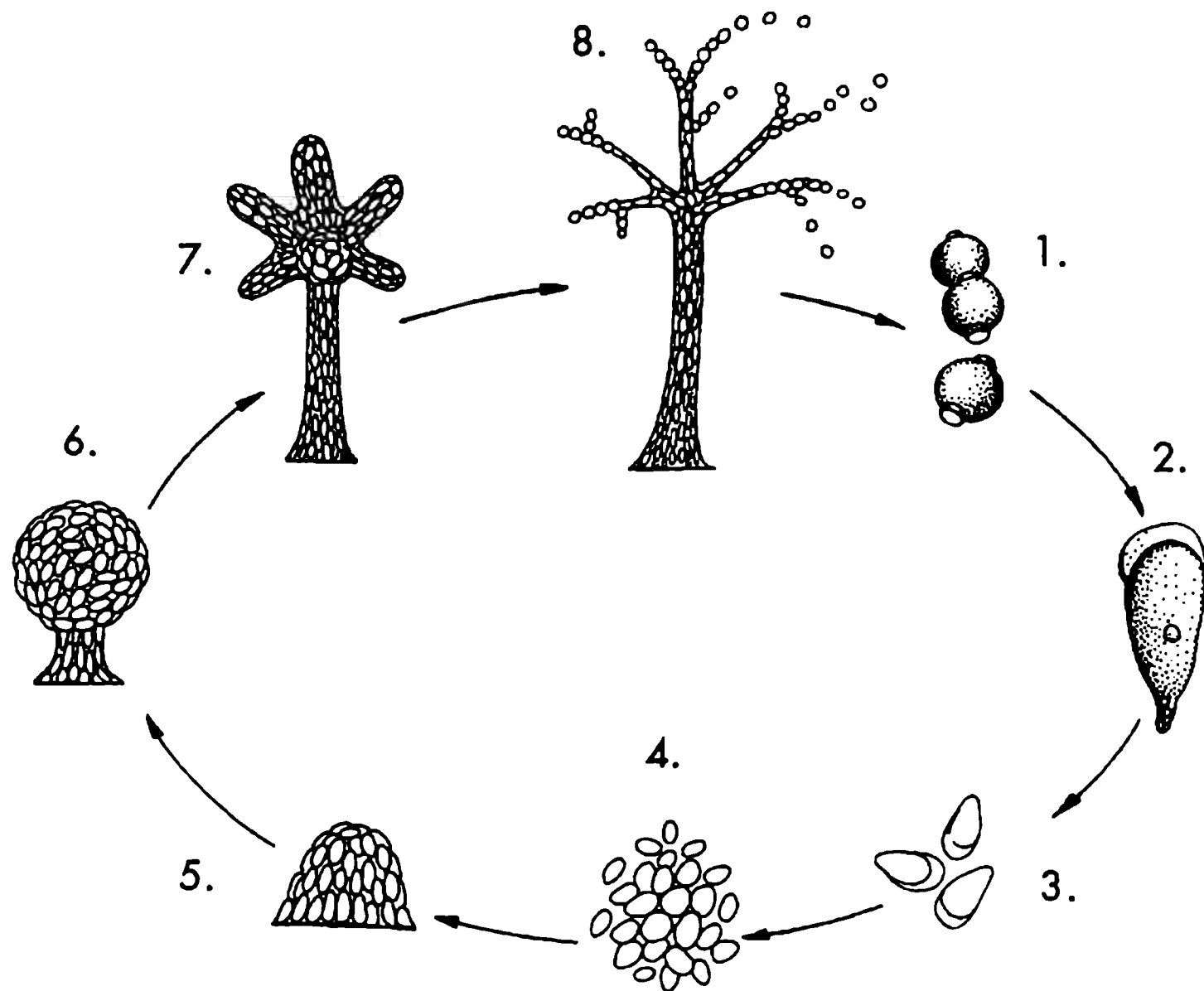


Рис.26. Жизненным цикл акразид на примере *Acrasis* sp. (по: Мюллер, Леффлер, 1995). 1–споры: видны хилумы, 2–миксамеба: видна гялоплазма (сверху) и уроидная зона (снизу), 3–начало агрегация, 4–псевдоплазмодий, 5–полусферический сорогон, 6–головчатый сорогон, 7–молодой древовидный сорокарп, 8–зрелый древовидный сорокарп;

ТРОФИЧЕСКАЯ СТАДИЯ

Одиночные клетки

Миксамебы акразид являются однойдерными клетками овальной формы. Они образуют лобозные псевдоподии, более широкие, чем у диктиостелид, и никогда не формируют филоподии (рис.26.2). Передний край миксамсбы содержит прозрачную цитоплазму, лишенную включений - гиалоплазму, а задний конец представлен уродной зоной - концевой лопастью, которая несет выделительные вакуоли (см. рис.2.7.б). Миксамебы обычно однойдерны, их ядро содержит единственное центральное ядрышко.

Передвигаясь по субстрату, миксамебы питаются бактериями, простейшими и миксамебами слизевиков, включая представителей своего вида. Их образ жизни мало отличается от такового у других свободноживущих слизевиков.

У некоторых видов рода *Pochenia*, помимо миксамсб, образуются жгутиконосные клетки, несущие 2 изоконтных (одинаковой морфологии) и изоморфных (одинаковой длины) жгутика, лишенных мастигонем (см. рис.2.7.а).

Трофические клетки акразид способны к вегетативному размножению путем бинарного деления клетки. Ядро при этом претерпевает закрытый ортомитоз.

В случае резкого наступления неблагоприятных условий, миксамебы могут переходить в состояние покоя, образуя микроцисты, аналогичные таковым у диктиостелид и миксомицетов. Восстановление благоприятных условий приводит к эксцистированию миксамеб.

При исчерпании запасов пищи или достижении «критической плотности» трофических клеток, они приступают к образованию псевдоплазмодия путем агрегации. В этот процесс вступают лишь миксамебы; мастигамебы предварительно втягивают жгутики.

В ходе агрегации, миксамебы акразид, в отличие от большинства диктиостелид, не образуют сплошных «клеточных потоков», а двигаются поодиночке, вплоть до приближения к центру агрегации (рис.26.3).

Псевдоплазмодии

В результате агрегации миксамебы образуют щитковидную клеточную массу - псевдоплазмодий (рис.26.4). В отличие от диктиостелид, псевдоплазмодий акразид не способен передвигаться как единый организм, и поэтому сохраняет неподвижность. Отсутствие у акразид «клеточных потоков» и неподвижность псевдоплазмодиев свидетельствует о том, что у этих слизевиков не выработаны механизмы согласованного движения клеток, свойственные диктиостелидам.

Псевдоплазмодии акразид не способны к фаготрофному питанию, и являются кратковременной структурой, переходом от трофической к расселительной стадии.

По аналогии с диктиостелидами, некоторые авторы считают возможным существование в псевдоплазмодиях акразид агамных отношений типа псевдоконъюгации. Однако, это явление никогда не наблюдалось.

РАССЕЛИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ

Споруляция

Сформировавшийся псевдоплазмодий начинает приподниматься над субстратом, приобретая полусферическую форму. На этой стадии его называют сорогеном (рис.26.5). Иногда один псевдоплазмодий образует несколько сорогенов.

У некоторых видов, сороген может непосредственно преобразоваться в недифференцированное плодовое тело - сорус (*Rochenia*; см. рис.27.2). Но в большинстве случаев он подвергается дифференциации, преобразуясь в сорокарп. При этом миксамебы, сосредоточенные в верхней части сорогена, образуют сферический спороносный отдел, а клетки основания формируют цилиндрическую ножку (рис.26.6). У многих видов развитие прекращается на этом этапе, и сороген становится зрелым **головчатым** сорокарпом.

Спороносный отдел головчатого сорокарпа имеет вид сферической головки, состоящую из большого числа округлых спор. Ножка, как правило, также имеет клеточное строение (см.

рис.27.1), но у *Guttulinopsis* ее основу составляет слизистый матрикс, в который погружены немногочисленные клетки (см. рис.27.3). В отличие от диктиостелид, ножка сорокарпа акразид никогда не имеет полости.

У представителей рода *Acrasis*, развитие плодового тела не прекращается на этапе сферической головки. Напротив, спороносный участок сорогена начинает формировать лопасти, направленные радиально от его центра (рис.26.7). Постепенно лопасти становятся все тоньше и длиннее, и начинают дихотомически ветвиться. Ветвление происходит до тех пор, пока не образуются ветви толщиной в одну клетку - цепочки спор, напоминающие бусы. В результате образуется древовидный сорокарп (рис.26.8). Степень его разветвленности зависит от числа клеток, составлявших псевдоплазмодий.

Плодовые тела и споры

Итак, в результате споруляции образуются сорусы или сорокарпы. Они состоят из клеток, покрытых полисахаридной оболочкой. В сорусе все клетки одинаковы, и имеют округлую форму. В сорокарпе же, клетки спороносного отдела являются сферическими, а ножки - овальными или цилиндрическими.

Важнейшим отличием сорокарпов акразид от аналогичных плодовых тел диктиостелид является то, что у акразид все клетки сорокарпа, вне зависимости от их локализации, являются спорами. При созревании, сорокарп полностью, включая ножку, распадается на отдельные клетки, каждая из которых может дать начало новой миксамебе. При этом, споры, расположенные на вершине сорокарпа, перемещаются воздушными массами на значительные расстояния, а расположенные у основания - практически не мигрируют, и прорастают на месте спороношения.

Образование плодовых тел у акразид по-видимому преследует единственную цель - переселение части особей в новые местообитания. При этом, с одной стороны уменьшается конкуренция между миксамебами в исходном местообитании, а с другой стороны - происходит их распространение. Поэтому, клетки ножки

и клетки спороносного отдела в равной степени выигрывают от споруляции: первые избавляются от конкурентов, а вторые получают возможность переселиться в места, возможно более благоприятные для жизнедеятельности.

Споры акразид как правило гладкие и не несут скульптурных утолщений. Но у видов, образующих древовидные сорокарпы, клетки встоек имеют по два *хилюма* - кольцевидных рубца, оставшихся от соприкосновения с соседними клетками цепочки (рис.26.1).

У большинства акразид споры одноядерные, и прорастают одной гаплоидной миксамебой. Ядра спор *Rochenia* перед прорастанием могут митотически разделиться, и тогда спора прорастет двумя клеткам, как правило жгутиконосными.

ЭКОЛОГИЯ

Акразиды ведут типичный для слизевиков образ жизни. Они обитают в лесной подстилке, на влажной разлагающейся древесине, а также на почве и испражнениях животных. Вопрос распространения акразид по Земному шару недостаточно изучен. Большинство представителей группы наблюдались в природе очень немногими исследователями, и в настоящее время сохраняются в культуре в нескольких ведущих лабораториях мира.

СИСТЕМАТИКА

Первые представители акразид были открыты в конце XIX века голландским ученым **Ф. ван Тигеймом** (van Tieghem, 1880) и русским исследователем **Л.С.Ценковским** (1881). Длительное время они вместе с диктиостелидами рассматривались как единый таксон - *клеточные слизевики* или *акразиолицеты*. Границы между двумя группами при этом были совершенно размыты. Лишь в 1970-е гг. исследования **Л.С.Олайва** и **К.Б.Рэпера** (см. выше) показали самостоятельность обеих групп¹⁸. Вскоре выяснилось,

¹⁸ К сожалению, вплоть до настоящего времени, отечественные учебные пособия рассматривают в качестве типичного представителя акразиевых слизевиков диктиостелиду *Dyctiostelium*

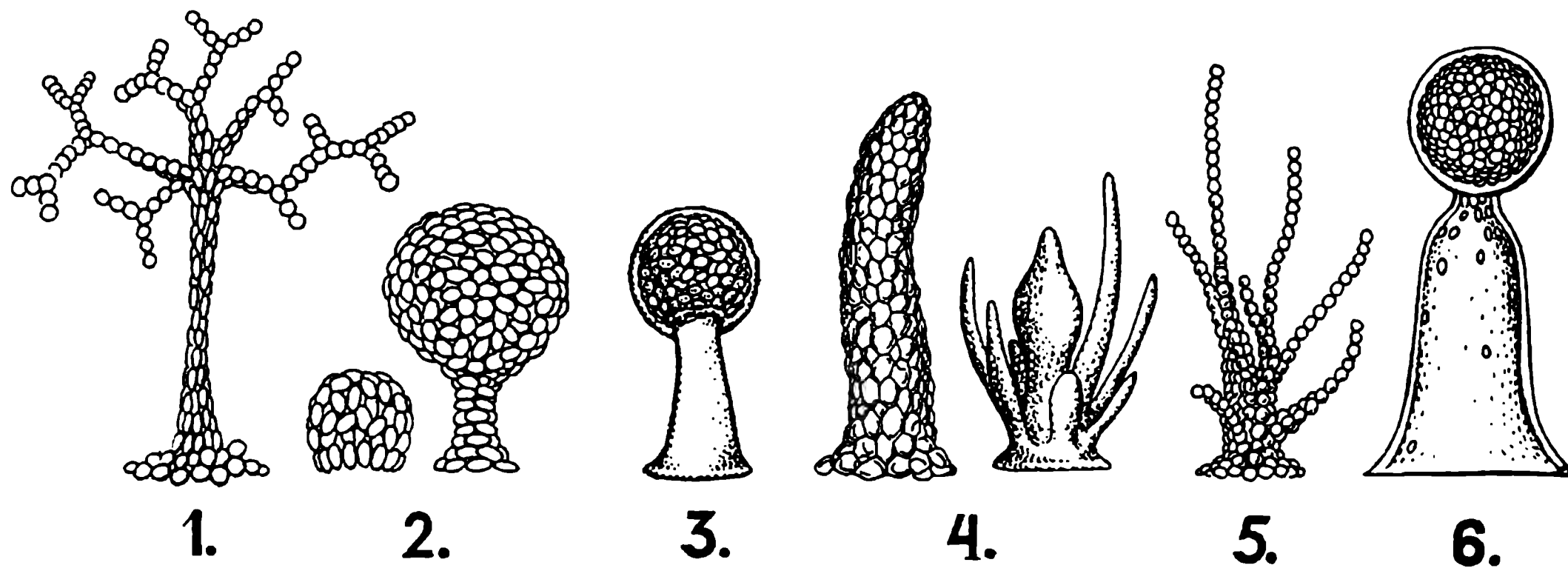


Рис.27.Представители акразид, копромиксид и фонтикулид (по: Raper, 1984).

1–*Acrasis rosea*, 2–*Pochenia rosea*, 3–*Guttulinopsis nivea*, 4–*Copromyxa protea*, 5–*Copromyxella filamentosa*, 6–*Fonticula alba*;

что акразиды обособлены не только от диктиостелид, но и вообще от миксобионтных слизевиков, и более родственны угленовым водорослям, трипаносомам и другим представителям царства *Euglenobiontes*.

При этом следует заметить, что морфологические отличия акразид от диктиостелид не столь очевидны, как ультраструктурные. Наиболее важными их особенностями являются: морфология миксамеб, отсутствие согласованного движения клеток и полный распад сорокарпов на споры.

На основании цитологических и морфологических данных, класс *Acrasioides* разделяют на два отряда - *Acrasiiformes* и *Guttulinopsiiformes*.

Отряд Акразиеформные - Ordo Acrasiiformes Kusakin et Drozdov, 1997 = Acrasidae (Tiegh.) L.S.Olive, 1970

Плодовые тела - сорокарпы, древовидные или головчатые, реже сорусы. Ножка сорокарпа состоит из клеток, и не имеет слизистого матрикса. Оболочки спор однослойные, состоят из полисахаридов и содержат целлюлозу. Обитают на разлагающихся растительных остатках.

Отряд включает 2 рода.

Род *Acrasis* Tiegh., 1880

Плодовые тела - древовидные сорокарпы. Споры с хиллюмами.

В роде описано 2 вида. Первый из них, *Acrasis granulata* Tiegh. был описан Ф. ван Тигеймом в 1880г. и с тех пор никем никогда не наблюдался. Изображение вида также отсутствует, но из описания известно, что его сорокарпы представляли собой неветвящиеся цепочки из фиолетовых спор. Второй вид, *Acrasis rosea* L.S.Olive et Stoian. (рис.27.1), был описан в 1960г. и введен в

лабораторную культуру. Он образует оранжевые ветвистые сорокарпы.

Род *Pochenia* (Cienk.) Loeblich et Tappan, 1961 (= *Guttulina* Cienk., 1873)

Плодовые тела - головчатые сорокарпы или сорусы, не дифференцированные на головку и стебелек. Споры без хилюмов.

Род включает 2 вида - *Pochenia rosea* (Cienk.) Loeblich et Tappan (рис.27.1) и *Pochenia flagellata* L.S.Olive, Stoian., Bennet. Оба вида образуют розоватые сферические сорокарпы, отличающиеся структурой ножки и наличием жгутиконосных стадий (они известны у второго вида).

Отряд Гуттулинопсиды -
Ordo Guttulinopsiiformes
Kusakin et Drozdov, 1997
(от лат. *guttula* - капелька)
= Guttulinopsidae L.S.Olive, 1970

Плодовые тела - головчатые сорокарпы, образуются не у всех видов. Ножка сорокарпа состоит из слизистого матрикса, в который погружено небольшое число клеток. Оболочки спор двуслойные, состоят из полисахаридов; содержание целлюлозы не отмечено. Обитают в почве и на помете животных.

Отряд включает 2 рода.

Род *Guttulinopsis* E.W.Olive, 1901

В жизненном цикле присутствуют плодовые тела.

Род включает 4 вида. Наиболее изученный представитель - *Guttulinopsis nivea* Raper, Worley, Kessler (рис.27.3). Плодовые тела состоят из блестящей, сферической, молочно-белой головки и прозрачной, конической, несколько изогнутой ножки.

Род *Rosculus* Hawes, 1963

В жизненном цикле отсутствуют плодовые тела. Представители рода известны только на стадии амёбы, образующей одиночные цисты. Соответственно, они не относятся к жизненной форме слизевиков. Однако сходство трофических стадий *Rosculus* с миксамебами *Guttulinopsis* настолько велико, что не вызывает сомнения близкое родство этих двух родов. Более того, вполне вероятно, что *Rosculus* представляет собой лишь группу штаммов *Guttulinopsis*, не способных к плодоношению.

Дополнения к классу Acrasiiodes

Отряд Копромиксиды - Ordo inc. sedis

Copromyxiiformes stat. nov. =Copromyxaceae Zopf; Copromyxidae Olive et Stoianovich

Трофическая стадия представлена миксамебами, образующими лобозные псевдоподии. Ядра миксамеб имеют одно центральное ядрышко. Псевдоплазмодии неподвижны. Плодовые тела - столбчатые сорусы, состоящие из округлых или овальных спор, именуемых здесь *спороцистами*. Все спороцисты одинаковы по морфологии; стебельки и другие вспомогательные структуры в плодовом теле отсутствуют. Известен половой процесс в форме изохологамии.

Копромиксиды традиционно рассматриваются как представители акразиевых слизевиков. Их сближает с этой группой морфология миксамеб, неподвижность псевдоплазмодия и тип спороношения. Однако многие существенные признаки по сути исключают возможность принадлежности копромиксид не только к акразидам, но и вообще к эвгленобионтам. Это, в частности, трубчатая форма митохондриальных крист и наличие полового

процесса. Поэтому мы рассматриваем копромиксид в качестве дополнения к классу акразисвых слизевиков.

Отряд включает 2 рода.

Род *Copromyxa* (Fayod) Zopf, 1885

Сорусы цилиндрические, реже конические или верстеновидные; часто образуют группы, пучки, розетки. Споры в сорусах многогранные от взаимного сжатия. Развиваются на помете животных.

Род включает единственный вид - *Copromyxa protea* Zopf (рис.27.4). Сорусы молочно-белого цвета.

Род *Copromyxella* Raper, Worley, Kurzynski, 1978

Сорусы в виде прямостоячих извилистых нитей, заканчивающихся цепочками толщиной в одну спору (ср. *Acrasis*). Сорусы обычно расположены пучками, иногда ветвятся и сливаются, образуя сплошные объемные сети. Споры округлые, не сжатые взаимным соприкосновением. Развиваются в почве, на навозе и разлагающихся плодовых телах грибов.

Род включает 4 вида. Наиболее изученный представитель - *Copromyxella filamentosa* Raper, Worley, Kurzynski (рис.27.5). Сорусы белые, полупрозрачные, маловетвящиеся.

Отряд Фонтикулиды - Ordo inc. sedis Fonticuliiformes stat. nov.

Трофическая стадия представлена миксамебами, образующими филозные псевдоподии. Ядра миксамеб имеют несколько центральных или периферических ядрышек. Псевдоплазмодии неподвижны. Споруляция имеет ряд уникальных особенностей. Сороген, формируемый псевдоплазмодием, в ходе споруляции приобретает коническую форму и покрывается слизистым чехлом. После уплотнения чехла, масса заполняющих его миксамеб продолжает секрецию слизи, что приводит к возрастанию давления

и разрыву чехла на вершине. Через образовавшееся отверстие миксамебы устремляются наружу, и на вершине опустошенного чехла образуют головку спор. Чехол, таким образом, служит ножкой плодового тела, которое, соответственно, является сорокарпом.

Фонтикулиды никогда не рассматривались как полноправные представители акразисвых слизевиков - слишком велики их отличия от этой группы. Однако в настоящее время указать их истинное положение в филогенетической системе не представляется возможным. Поэтому мы сохраняем фонтикулид в пределах акразевых слизевиков, в качестве дополнения к классу.

Группа включает 1 род.

Род *Fonticula* Worley, Raper, Hohl, 1979.

Диагноз совпадает с диагнозом отряда. Включает единственный вид *Fonticula alba* Worley, Raper, Hohl (рис.27.6). Сорокарпы состоят из прозрачной ножки (ср. *Guttulinopsis*) и сферической молочно-белой головки.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ*

- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л.* Филема органического мира. Ч.1. СПб.: Наука, 1994. - 282 с.; Ч.2. СПб.: Наука, 1997. - 381 с.
- Мюллер Э., Леффлер В.* Микология. - М.: Мир, 1995. - 406с.
- Новожилов Ю.К.* Определитель грибов России. Отдел Мухомycota, вып.1. Класс Мухомycetes. СПб.: Наука, 1993. 288 с.
- Протисты:* руководство по зоологии / под ред. А.Ф.Алимова - СПб.: Наука, 2000. - Ч.1.- 679с.
- Райков И.Б.* Пути эволюции митотического аппарата у низших эукариот // Систематика простейших... (Тр. БИН АН СССР. Т.144.). Л., 1986. - С.26-56.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В.* Возможные формы агамных генетических взаимоотношений у протистов и пути становления полового процесса // Цитология. 1984а. Т.26. N 11. С.1224-1236.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В.* Основные типы и формы агамных слияний клеток у простейших // Цитология. - 1984б. - Т.26. N 2. - С.123-131.
- Хаусман К.* Протозоология. - М.: Мир, 1988.- 334с.
- Alexopoulos C.J.* Gross morphology of the plasmodium and its possible significance in the relationships among Myxomycetes // Mycologia. - 1960.- Vol. 52.- P.1-20.
- Cavalier-Smith T.* A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. - 1998. - 73, 3. - P.203-266.
- Cavender J.C., Vadell E.M.* The genus *Acytostelium* // Mycologia. - 92(5).- P.992-1008.

*В список включены только наиболее фундаментальные работы, связанные с тематикой настоящего пособия. Все перечисленные источники доступны в библиотеке кафедры микологии и фитоиммунологии ХНУ или в Центральной научной библиотеке ХНУ.

- Furtado J.S. Olive L.S.* Ultrastructural evidence of meiosis in *Ceratiomyxa fruticulosa* // *Mycologia*.- 1971a.- Vol.63.- P.413-416.
- Goldie-Smith E.K.* The position of *Woronina polycistis* in the Plasmodiophoraceae // *Amer. J. Bot.*- 1954.- 41.- P.441-448.
- Hagivara H.* The taxonomic study of Japanese Dictyostelid Cellular Slime Molds.- Tokyo: Nat. Sci. Mus., 1989.- 131p.
- Hagivara H., Yamamoto Y.* Myxomycetes in Japan.- Tokyo: Heibonscha, 1995.- 163p.
- Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C., et al.* Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th ed. - 1995. - 616 p.
- Ingram D.S., Tommerup I.C.* The life-hystory of *Plasmodiophora brassicae* // *Proc. Royal Soc. London*.- 1972.- 180.- 103-112.
- Karling J.S.* The Plasmodiophorales.- N.Y.; London: Hafner, 1968.
- Karpov S.A.* Cercomonads and their relationship to the Myxomycetes // *Arch. Protistenk.* -1997.- Bd.148.- S.297-307.
- Kerr S.J.* Ploidy level in the true slime mold *Didymium nigripes* // *J.Gen.Microbiol.*- 1968.- Vol.53.- P.9-15.
- Levine N.D., Corliss J.O, Cox F.E.G. et al.* A newly revised classification of the Protozoa // *J. Protozool.* - 1980. - Vol.27. - P.37-58.
- Lister A.* A monograph of the Mycetozoa. Ed.3 by G.Lister.- London: British Museum, 1925.- 296 p.
- Margulis L.J., Corliss O., Melkonian M., Chapman D.J.* Handbook of Protoctista.- Boston: Jones & Barnett, 1990. - 914p.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J.* The Myxomycetes.- Iowa City, Univ. Press., 1969.- 561 p.
- Nannenga-Bremekamp N.E.* De Nederlandse Myxomyceten. - Amsterdam: K.N.N.E., 1974. - 440p.
- Olive L.S.* The Protostelida - a new order of the Mycetozoa // *Mycologia*.- 1967.- Vol.59.- P.1-29.
- Olive L.S.* The Mycetozoa. A revised classification // *Bot. Rev.*- 1970.- Vol.36.- P.59-89.
- Olive L.S.* The Mycetozoans. - New York; San Francisco; London: Acad. Press., 1975.- 293 p.
- Olive L.S., Stoianovitch C.* Two new members of Acrasiales // *Bul. Torrey Bot. Club.*- 1960.- 87.- P.1-20.

- Olive L.S., Stoianovitch C.* A minute new *Echinostelium* with protostelid affinities // *Mycologia*.- 1971.- vol.63.- P.1051-1062.
- Raper K.B.* The Dictyostelids. Ed. Princeton-New Jersey: Univ. Press, 1984. - 443 p.
- Ross I.K.* The Stemonitomycetidae, a new subclass of Myxomycetes // *Mycologia*.- 1973.- Vol. 65.- P.477-485.
- Spiegel F.W., Lee S.B, Rusk S.A.* Eumycetozoans and molecular systematics // *Can. J. Bot.*- 1995.- Vol.73.- P. 738-746
- Stephenson S.L., Stempen H.* Myxomycetes. A hadbook of slime molds. Portland, Oregon: Timber, 1994.- 183 p.

Оглавление

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЛИЗЕВИКОВ	6
Специфические особенности слизевиков	7
История изучения слизевиков	8
Биология слизевиков	11
Классификация слизевиков	18
Методы изучения слизевиков	19
 СИСТЕМА СЛИЗЕВИКОВ	25
<i>Царство МИКСОБИОНТЫ</i>	<i>25</i>
<i>Тип ЦЕРКОМОНАДЫ</i>	<i>27</i>
БИОЛОГИЯ	27
ЭКОЛОГИЯ	29
СИСТЕМАТИКА	29
<i>Тип ДИКТИОСТЕЛИДЫ</i>	<i>30</i>
БИОЛОГИЯ	30
ЭКОЛОГИЯ	40
СИСТЕМАТИКА	41
<i>Тип ФИЗАРОВЫЕ</i>	<i>45</i>
БИОЛОГИЯ	46
СИСТЕМАТИКА	52
<i>Класс ПРОТОСТЕЛИДЫ</i>	<i>53</i>
ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ	53
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ	59
СИСТЕМАТИКА	60
<i>Класс ЭХИНОСТЕЛИДЫ</i>	<i>67</i>
ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ	67
ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ	68
СИСТЕМАТИКА	69
<i>Отряд Эхиностелииформные</i>	<i>69</i>
<i>Отряд Эхиностелиопсиды</i>	<i>72</i>

<i>Класс МИКСОГASTРИДЫ</i>	73
ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ	73
ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ	81
СИСТЕМАТИКА	81
<i>Отряд Лицеевые</i>	82
<i>Отряд Трихиевые</i>	86
<i>Отряд Физариформные</i>	90
<i>Отряд Стелонитовые</i>	97
<i>Тип ПЛАЗМОДИОФОРИДЫ</i>	99
ЭКОЛОГИЯ	110
СИСТЕМАТИКА	112
 <i>Царство ЭВГЛЕНОБИОНТЫ</i>	115
<i>Класс АКРАЗИЕВЫЕ СЛИЗЕВИКИ</i>	117
БИОЛОГИЯ	117
ЭКОЛОГИЯ	122
СИСТЕМАТИКА	122
<i>Отряд Акразиеформные</i>	124
<i>Отряд Гуттулинопсидовые</i>	125
<i>Отряд Копромиксиды</i>	126
<i>Отряд Фонтикулиды</i>	127
 ЛИТЕРАТУРА	129

Учебное издание

**Глущенко Василий Иванович,
Леонтьев Дмитрий Викторович,
Акулов Александр Юрьевич**

СЛИЗЕВИКИ
Учебное пособие

Технический редактор *Д.В.Леонтьев*
Художник *Д.В.Леонтьев*
Оформление *Д.В.Леонтьев*

Подписано в печать 18.09.2002 г.

Формат 60х84/16. Бум. офсет. Гарнитура Таймс. Печать офсетная.
Усл. печ. лист. 7,91+2,33 вкл. Усл. кр.-отт. 8,37+9,3 вкл.

4-сс Уч.-изд. лист. 9,03. Тираж 300 экз.

Оригинал-макет представлен авторами.

Глущенко В.И. и др.

**Г 55 Слизевики: Учеб. пособ. / В.И.Глущенко, Д.В.Леонтьев, А.Ю.Акулов. — Харьков: ХНУ, 2002. - 135с.: ил.
ISBN 966-623-107-7**

Настоящее пособие посвящено слизевикам — своеобразной группе низших грибоподобных организмов, рассматриваемых современными авторами в качестве уникальной жизненной формы. Особое внимание уделяется биологическим особенностям, морфологии и систематике слизевиков. В пособии детально охарактеризованы все крупные таксоны этой группы — вплоть до уровня семейств. Для всех рассматриваемых организмов приводятся иллюстративные материалы. Приложение составляют около 80 авторских фотографий слизевиков Украины.

Книга предназначена для студентов, специализирующихся в области микологии, а также для всех специалистов-биологов, интересующихся проблемами систематики грибоподобных протистов.

**ББК 28
УДК 581.24**